تربيـــة النبـــات لتحمـــل
الظروف البيئية القاسية

سلسلة : تقدمات فى تكنولوجيا إنتاج الخضر

تربية النبات لتحمل الظروف البيئية القاسية

تأليف

أ. د. أحمد عبدالمنعم حسن

أستاذ الخضر

كلية الزراعة – جامعة القاهرة

٢٠١٣

الدار العربية للنشر والتوزيع

الطبعة الأولى

حقوق النشر

تربية النبات لتحمل الظروف البيئية القاسية

رقم الإيداع : ١٣٨٧٣ / ٢٠١٢
I. S. B. N. : 977-258-398-0

٣٢ شارع عباس العقاد – مدينة نصر – القاهرة
ت: ٢٢٧٥٣٣٣٥ فاكس: ٢٢٧٥٣٣٨٨
E-mail: aldar_alarabia1@yahoo.com

مقدمة الناشر

يتزايد الاهتمام باللغة العربية فى بلادنا يومًا بعد يوم. ولاشك أنه فى الغد القريب ستستعيد اللغة العربية هيبتها التى طالما امتهنت وأذلت من أبنائها وغير أبنائها. ولا ريب فى أن امتهان لغة أية أمة من الأمم هو إذلال ثقافى فكرى للأمة نفسها؛ الأمر الذى يتطلب تضافر جهود أبناء الأمة رجالاً ونساءً، طلابًا وطالبات، علماء ومثقفين، مفكرين وسياسيين فى سبيل جعل لغة العروبة تحتل مكانتها اللائقة التى اعترف المجتمع الدولى بها لغة عمل فى منظمة الأمم المتحدة ومؤسساتها فى أنحاء العالم، لأنها لغة أمة ذات حضارة عريقة استوعبت – فيما مضى – علوم الأمم الأخرى، وصهرتها فى بوتقتها اللغوية والفكرية، فكانت لغة العلوم والأدب، ولغة الفكر والكتابة والمخاطبة.

إن الفضل فى التقدم العلمى الذى تنعم به أوروبا اليوم يرجع فى واقعه إلى الصحوة العلمية فى الترجمة التى عاشتها فى القرون الوسطى. فقد كان المرجع الوحيد للعلوم الطبية والعلمية والاجتماعية هو الكتب المترجمة عن اللغة العربية لابن سينا وابن الهيثم والفارابى وابن خلدون وغيرهم من عمالقة العرب، ولم ينكر الأوروبيون ذلك، بل يسجل تاريخهم ما ترجموه عن حضارة الفراعنة والعرب والإغريق، وهذا يشهد بأن اللغة العربية كانت مطواعة للعلم والتدريس والتأليف، وأنها قادرة على التعبير عن متطلبات الحياة وما يستجد من علوم، وأن غيرها ليس بأدق منها، ولا أقدر على التعبير.

ولكن ما أصاب الأمة من مصائب وجمود بدأ مع عصر الاستعمار البريطانى والفرنسى، عاق اللغة عن النمو والتطور، وأبعدها عن العلم والحضارة، ولكن عندما أحس العرب بأن حياتهم لابد من أن تتغير، وأن جمودهم لابد أن تدب فيه الحياة، اندفع الرواد من اللغويين والأدباء، والعلماء فى إنماء اللغة وتطويرها، حتى أن مدرسة القصر العينى فى القاهرة، والجامعة الأمريكية فى بيروت درستا الطب بالعربية أول إنشائها. ولو تصفحنا الكتب التى ألفت أو تُرجمت يوم كان الطب يدرس فيهما باللغة العربية لوجدناها كتبًا ممتازة لا تقل جودة عن مثيلاتها من كتب الغرب فى ذلك الحين، سواء فى الطبع، أو حسن التعبير، أو براعة الإيضاح. ولكن هذين المعهدين تنكرا للغة العربية فيما بعد، وسادت لغة المستعمر، وفُرضت على أبناء الأمة فرضًا، إذ رأى المستعمر فى خنق اللغة العربية مجالاً لعرقلة الأمة العربية.

وبالرغم من المقاومة العنيفة التى قابلها، إلا أنه كان بين المواطنين صنائع سبقوا الأجنبى فيما يتطلع إليه، فتفننوا فى أساليب التملق له اكتسابًا لمرضاته، ورجال تأثروا بحملات المستعمر الظالمة، يشككون فى قدرة اللغة على استيعاب الحضارة الجديدة، وغاب عنهم ما قاله الحاكم الفرنسى لجيشه الزاحف إلى الجزائر: "علموا لغتنا وانشروها حتى نحكم الجزائر، فإذا حكمت لغتنا الجزائر، فقد حكمناها حقيقة".

فهل لى أن أوجه نداءً إلى جميع حكومات الدول العربية بأن تبادر – فى أسرع وقت ممكن – إلى اتخاذ التدابير، والوسائل الكفيلة باستعمال اللغة العربية لغة تدريس فى جميع مراحل التعليم العام، والمهنى، والجامعى، مع العناية الكافية باللغات الأجنبية فى مختلف مراحل التعليم لتكون وسيلة الإطلاع على تطور العلم والثقافة والانفتاح على العالم. وكلنا ثقة من إيمان العلماء والأساتذة بالتعريب، نظرًا لأن استعمال اللغة القومية فى التدريس ييسر على الطالب سرعة الفهم دون عائق لغوى، وبذلك تزداد حصيلته الدراسية، ويرتفع بمستواه العلمى، وذلك يعتبر تأصيلاً للفكر العلمى فى البلاد، وتمكينًا للغة القومية من الازدهار والقيام بدورها فى التعبير عن حاجات المجتمع، وألفاظ ومصطلحات الحضارة والعلوم.

ولا يغيب عن حكومتنا العربية أن حركة التعريب تسير متابطئة، أو تكاد تتوقف، بل تحارب أحيانًا ممن يشغلون بعض الوظائف القيادية فى سلك التعليم والجامعات، ممن ترك الإستعمار فى نفوسهم عقدًا وأمراضًا، رغم أنهم يعلمون أن جامعات إسرائيل قد ترجمت العلوم إلى اللغة العبرية، وعدد من يتخاطب بها فى العالم لا يزيد عن خمسة عشر مليون يهوديًا، كما أنه من خلال زياراتى لبعض الدول واطلاعى وجدت كل أمة من الأمم تدرس بلغتها القومية مختلف فروع العلوم والآدب والتقنية، كاليابان، وإسبانيا، وألمانيا، ودول أمريكا اللاتينية، ولم تشك أمة من هذه الأمم فى قدرة لغتها على تغطية العلوم الحديثة، فهل أمة العرب أقل شأنًا من غيرها ؟!.

وأخيرًا .. وتمشيًا مع أهداف الدار العربية للنشر والتوزيع، وتحقيقًا لأغراضها فى تدعيم الإنتاج العلمى، وتشجيع العلماء والباحثين فى إعادة مناهج التفكير العلمى وطرائقه إلى رحاب لغتنا الشريفة، تقوم الدار بنشر هذا الكتاب المتميز الذى يعتبر واحدًا من ضمن ما نشرته – وستقوم بنشره – الدار من الكتب العربية التى قام بتأليفها أو ترجمتها نخبة ممتازة من أساتذة الجامعات المصرية والعربية المختلفة.

وبهذا .. ننفذ عهدًا قطعناه على المضى قدما فيما أردناه من خدمة لغة الوحى، وفيما أرداه الله تعالى لنا من جهاد فيها.

وقد صدق الله العظيم حينما قال فى كتابه الكريم: ﴿ وَقُلِ اعْمَلُوا فَسَيَرَى اللَّهُ عَمَلَكُمْ وَرَسُولُهُ وَالْمُؤْمِنُونَ وَسَتُرَدُّونَ إِلَى عَالِمِ الغَيْبِ وَالشَّهَادَةِ فَيُنَبِّئُكُم بِمَا كُنتُمْ تَعْمَلُونَ﴾. سورة التوبة الآية ١٠٥.

محمد أحمد دربالة

الدار العربية للنشر والتوزيع

المقدمة

تسارعت الأحداث المؤثرة في الجنس البشرى – خلال العقدين الأخيرين – بصورة لم يسبق لها مثيل؛ فالزيادة السكانية تهدد نوعية الحياة التى يحياها الإنسان فى كثير من بقاع العالم، واستنفذ التوسع الأفقى معظم الأراضى الخصبة الصالحة للزراعة أو كاد، وأصبح استغلال مصادر المياه العذبة كاملاً أو شبه كامل.

ومع سعى الإنسان الدائم للرقى بمستوى معيشته دونما تَحَسُّب لما يحدثه نشاطه من دمار للبيئة .. اختل التوازن البيئى على سطح هذا الكوكب، وساءت الأمور إلى درجة أثرت فى نمو نباتاته الزراعية التى هى عماد حياته؛ حيث ازدادت ملوثات الهواء والتربة، وتملحت نسبة كبيرة من الأراضى المروية، وازدادت ملوحة المياه الجوفية، وحدثت تقلبات جوية لم تكن معهودة من قبل.

ومع حاجة الإنسان إلى مزيد من الغذاء لتغطية احتياجات ملايين البشر الذين يظهرون إلى الوجود سنويًا .. أصبح لزامًا عليه أن يتجه إلى استغلال أراضٍ لم تكن أصلاً صالحة للزراعة، وإلى الرى بمياه عالية الملوحة لم يكن ليفكر يومًا فى الاستفادة منها.

ومع ازدياد رفاهية إنسان الشمال، وتطلع إنسان الجنوب إلى مزيد من الرفاهية، تطلع إلى أن يجد على مائدته كل ما يرغب فى تناوله من منتجات زراعية فى أى وقت من العام. وترتب على ذلك الحاجة إلى زراعة الخضر الموسمية فى غير مواسمها، والفاكهة فى غير المناطق المناسبة لها بيئيًّا.

كذلك كان لزامًا على الإنسان أن يتجه إلى التوسع الرأسى فى الزراعة ليحصل على أعلى محصول ممكن من وحدة المساحة المزروعة. ولتحقيق هذا الهدف .. كان الاتجاه إلى زراعة أصناف جديد محسنة فائقة المحصول، وأكثر استجابة للأسمدة المستعملة، وأقل حساسية لظروف نقص التربة فى العناصر المغذية.

وقد لعب مربى النبات دورًا بارزًا ومؤثرًا فى كل هذه الاتجاهات .. فأنتج أصنافًا فائقة المحصول فى الظروف المثلى للزراعة، كما أنتج أصنافًا أكثر تحملاً لمختلف العوامل البيئية المؤثرة فى مختلف جوانب الإنتاج. وأثمر تعاونه مع مختلف الباحثين

فى شتى المجالات فهما أعمق لطبيعة تلك الصفات، ووراثتها، وأساسها الفسيولوجى؛ الأمر الذى أفرز طرقًا أسرع وأكثر دقة للتقييم والانتخاب لهذه الصفات، وصولاً إلى الهدف المنشود .. ألا وهو الصنف الحامل للصفات المرغوبة.

نتناول بالشرح – فى هذا الكتاب – الأهداف التى يضعها المربى نصب عينه عند التربية لتحمل الظروف البيئية القاسية، وهى:

١– تحمل الانحرافات الحادة فى درجات الحرارة انخفاضًا، أو ارتفاعًا.

٢– الاستجابة للفترة الضوئية السائدة.

٣– تحمل المستويات العالية من الأملاح فى التربة ومياه الرى.

٤– تحمل الجفاف.

٥– القدرة على النمو فى الأراضى الغدقة، وهى التى تبقى مشبعة بالرطوبة لفترات طويلة.

٦– تحمُّل الانحرافات الحادة فى pH التربة انخفاضًا، أو ارتفاعًا، وتحمل نقص العناصر أو تيسرها إلى درجة السمية المترتبان على تلك الانحرافات.

٧– القدرة على النمو الجيد فى وجود مستويات منخفضة من العناصر الغذائية بصورة عامة، مع الاستجابة الجيدة للتسميد.

٨– زيادة كفاءة العلاقة بين النباتات وبكتيريا تثبيت أزوت الهواء الجوى، وكائنات التربة الدقيقة الأخرى.

٩– تحمل ملوثات الهواء الجوى والتربة.

وسيكون محور الدراسة عند تناولنا لتلك الأهداف هو العامل البيئى المعنى، وما يتصل به من أمور؛ مثل: مصادر صفة القدرة على تحمل العامل البيئى، ووراثتها، وأساسها الفسيولوجى (طبيعتها)، وطرق التقييم التى اتبعت لإظارها، وجهود التربية التى بذلت لإدخالها فى الأصناف التجارية.

ومن بين الأمثلة على ما أثمرته برامج التربية لتحسين تحمل الظروف البيئية القاسية فى المحاصيل الزراعية نورد ما يلى:

١– قام مربو الفاصوليا بتربية أصناف متحملة لكل من الحرارة العالية والبرودة،

بحيث أمكن زراعتها فى مناطق شديدة الحرارة – مثل منطقة Durango فى المكسيك – حتى المناطق المرتفعة الباردة من كل من كولومبيا وبيرو.

٢- أمكن استعمال ثروة الأصول الوراثية للذرة فى إنتاج أصناف يمكن زراعتها من مستوى سطح البحر حتى ارتفاع ٣٠٠٠ متر فوق مستوى سطح البحر فى نيبال.

٣- قام مربو الأرز فى بنجلاديش بإنتاج الصنف Sub1 المقاوم للفيضانات والذى يمكنه البقاء – وهو مغمور كلية بالماء – لمدة تزيد عن الأسبوعين؛ الأمر الشديد الأهمية لمزارعى الأرز فى تلك الدولة التى تكثر فيها الفيضانات (GIPB ٢٠١٠).

ويضم هذا الكتاب شرحًا لمئات الأمثلة الأخرى للتقدمات التى تحققت فى مجال التربية لتحمل الظروف البيئية القاسية، وهى التى تُسهم فى رخاء الجنس البشرى، وتعطيه أملاً فى مستقبل أفضل.

والله أسأل أن أكون قد زودت المكتبة العربية بحاجتها إلى مرجع علمى متعمق فى هذا المجال.

أ. د. أحمد عبد المنعم حسن

تنويه

يجد القارئ فى هذا الكتاب عشرات – وربما مئات الإشارات – إلى عديد من سلالات الطماطم المنزرعة والأنواع البرية القريبة منها مقرونة – غالبًا – بأسمائها العلمية التى عُرفت بها كما وردت بالبحوث التى نقلت عنها. هذا .. إلا أن جميع تلك الأسماء العلمية تغيرت تغيرًا جذريًّا منذ عام ٢٠٠٧ (Peralta وآخرون ٢٠٠٧)، حيث نُقلت الطماطم وجميع الأنواع البرية القريبة منها من الجنس *Lycopersicon* إلى الجنس *Solanum*، كما تغيرت أسماء غالبية الأنواع كذلك. ليس هذا فقط، بل إن سلالات مختلفة من تلك التى كانت تنتمى للنوع *L. peruvianum* أصبحت تنتمى إلى أنواع مختلفة من الجنس *Solanum*؛ الأمر الذى تظهر تفاصيله فى Chetelat (٢٠١٠). ولكى لا يختلط الأمر على القارئ، ولكى لا أشق عليه، فقد ذكرت فى متين هذا الكتاب الأسماء العلمية للطماطم والأنواع البرية القريبة منها كما وردت فى البحوث التى نقلت عنها، وهى الأسماء المعروفة جيدًا لدى القارئ.

ولتسهيل الأمر على القارئ فى تعرف الأسماء العلمية الجديدة، فإننا نعرضها فى القائمة التالية:

	الاسم القديم التابع للجنس *Lycopersicon*	الاسم الجديد التابع للجنس *Solanum*
الطماطم المنزرعة	***L. esculentum***	***S. lycopersicum***
الطماطم الكريزية (الشيرى)	***L. esculentum* var. *cerasiforme***	***S. lycopersicum***
	L. cheesmanii	***S. cheesmaniae***
	L. cheesmanii* f. *minor	***S. galapagense***
	L. chmielewskii	***S. chmielewskii***
	L. parviflorum	***S. neorickii***
	L. pimpinellifolium	***S. pimpinellifolium***
	L. hirsutum	***S. habrochaites***
	L. hirsutum* f. *glabratum	***S. habrochaites***
	L. pennellii	***S. pennellii***

الاسم القديم التابع للجنس *Lycopersicon*	الاسم الجديد التابع للجنس *Solanum*
L. pennellii var. ***puberulum***	***S. pennellii***
L. chilense	***S. chilense***
L. peruvianum	***S. arcanum***
	S. corneliomulleri
	S. huaylasense
	S. juglandifolium
	S. lycopersicoides
L. peruvianum var. ***humifusum***	***S. arcanum***
L. peruvianum f. ***glandulosum***	***S. corneliomulleri***

كذلك تغير النوع القريب من الطماطم *Solanum rickii* إلى *S. sitiens*.

محتويات الكتاب

الموضوع الصفحة

الموضوع	الصفحة

الموضوع | الصفحة

الفصل العاشر: تحمل الملوحة: الأساسيات

الموضوع	الصفحة

الفصل الحادى عشر : تحمل الملوحة : التطبيقات

الموضوع	الصفحة

الفصل الأول

أساسيات التربية لتحمل الظروف البيئية القاسية

إن من أهم عوامل الشدّ التى تتعرض لها النباتات، ما يلى:

أولاً: عوامل شد بيئية abiotic stresses، وتتضمن ما يلى:

١- البرودة والتجمد.

٢- الحرارة العالية.

٣- الملوحة.

٤- نقص الرطوبة الأرضية.

٥- زيادة الرطوبة الأرضية (الغدق).

٦- الأشعة (زيادة شدة الأشعة الضوئية المرئية والأشعة فوق البنفسيجية) والفترة الضوئية.

٧- المركبات الكيميائية والملوثات (العناصر الثقيلة، والمبيدات، والإيروسولات).

٨- الشد التأكسدى (المركبات النشطة فى الأكسدة — الأوزون).

٩- الرياح وحبيبات الرمل والغبار والتى تحملها الرياح.

١٠- فقر التربة فى العناصر الميسرة.

ثانيًا: عوامل شد بيولوجية biotic stresses، وتتضمن ما يلى:

١- مسببات الأمراض (الفيروسات والبكتيريا والفطريات والنيماتودا).

٢- الحشرات والأكاروسات.

٣- المفترسات.

٤- القوارض (Manajan & Tuteja ٢٠٠٥)

ونقصر اهتمامنا فى هذا الكتاب على عوامل الشدّ البيئى.

تعريف بالمصطلحات الهامة

يتطلب الفهم الصحيح لموضوعات هذا الكتاب الإلمام ببعض المصطلحات التى يشيع استخدامها فى مجال التربية لتحمل الظروف البيئية القاسية، نذكر – فيما يلى – بعضها.

التحمل أو القدرة على التحمّل Tolerance .. هى قدرة النبات على البقاء والنمو بشكل مقبول فى وجود العامل البيئى القاسى أو العوامل البيئية القاسية المعنية. كما قد يتأثر النمو النباتى بالعامل البيئى، ولكن يبقى الإنتاج المحصولى (الجزء النباتى الذى يزرع من أجله المحصول) "مقبولاً" واقتصاديًّا. وترجع تلك الخاصية إلى تمتع النبات بصفات وراثية معينة.

أما الحساسية Sensitivity .. فهى شدة تأثر النبات بالعامل البيئى القاسى أو العوامل البيئية القاسية إلى درجة أنه قد يتوقف تمامًا عن النمو، أو يموت، أو لا يكوّن العضو النباتى الاقتصادى الذى يزرع من أجله المحصول (مثل عدم عقد الثمار فى الجو البارد، أو الجو الحار)، أو يُضار هذا العضو النباتى بشدة لدى تعرضه للعامل البيئى غير المناسب. ويشار إلى النبات الحساس أحيانًا بأنه Intolerant، ولكن يفضل وصفه بأنه Sensitive.

هذا .. وتقاس الحساسية والقدرة على التحمل على مقياس واحد يمتد من شدة الحساسية إلى شدة القدرة على التحمل.

والتأقلم Adaptation مصطلح ليس له مكان فى مجال التربية لتحمل العوامل البيئية القاسية؛ ذلك لأنه يعنى أحد أمرين: إما تأقلم فسيولوجى، وإما تأقلم وراثى طبيعيى.

فأما التأقلم الفسيولوجى Physiological Adaptation .. فهو حدوث تغيرات فسيولوجية معينة فى النبات – لدى تعرضه لظروف بيئية معينة – تجعله أكثر قدره على تحمل مزيد من الانحراف فى هذا العامل البيئى، أو غيره. ومن أمثلة ذلك التغيرات الفسيولوجية التى تطرأ على النباتات لدى تعرضها لعملية التقسية، أو الأقلمة Hardening، والتى تجعلها أكثر قدرة على تحمل الظروف البيئية غير المناسبة لها بعد

الشتل. ومنها أيضًا زيادة قدرة ثمار محاصيل الجو الدافئ (مثل الطماطم، والباذنجان، والقرعيات) على تحمل التخزين فى الحرارة المنخفضة دون أن تُصاب بأضرار البرودة Chilling Injury إذا ما عُرِّضت — فترة وجيزة — لحرارة مرتفعة قبل تخزينها فى الجو البارد (حسن ٢٠١٠).

وبرغم أن هذا التأقلم الفسيولوجى هو — فى حقيقته — وراثى؛ لأنه يتم عن طريق إنزيمات معينة يتحكم فى إنتاجها جينات معينة، إلاّ إنه لا يُصنَّف على أنه تأقلم وراثى إلاّ بقدر كون جميع صفات النبات المورفولوجية، والتشريحية، والفسيولوجية هى — فى الأساس — صفات وراثية. كما أن هذا التأقلم الفسيولوجى ليس بطفرة وراثية تميز صنفًا أو سلالة معينة عن غيرها من أصناف أو سلالات نفس النوع النباتى، وإنما هو خاصية شائعة فى عدد كبير من الأنواع النباتية.

وأما التأقلم الوراثى Genetic Adaptation .. فهو فى حقيقته — تطور وراثى داخل النوع الواحد يجعله أكثر تأقلمًا مع الظروف البيئية السائدة فى المناطق التى ينمو فيها. ويحدث هذا التأقلم — أو التطور — بفعل الانتخاب الطبيعى Natural Selection، الذى يُبقى على الطفرات الأكثر تحملاً لتلك الظروف البيئية. وما يهمنا من التأقلم الوراثى هو محصلته النهائية، ألا وهى صفة القدرة على تحمل العامل البيئى المعنى. أما عملية التأقلم ذاتها فهى جزئية من تطور النوع، وتتم — تلقائيًّا — فى الطبيعة، ولا دخل لتربية النبات بها.

يتبقى بعد ذلك مصطلحات يشيع استخدامهما كثيرًا فى مجال التربية لمقاومة الأمراض والآفات — ومن أهمها: القابلية للإصابة Susceptibility، والمقاومة Resistance، والمناعة Immunity — ولكنها لا تناسب هذا المقام؛ أى مجال التربية لتحمل الظروف البيئية القاسية.

فالقابلية للإصابة يُعنى بها عدم قدرة النبات على حماية نفسه من الإصابة بمسببات الأمراض (مثل: الفطريات، والبكتيريا، والفيروسات)، والآفات (مثل: النيماتودا،

والحشرات، والأكاروسات) التى يمكنها التطفل على النبات والتكاثر عليه، وإحداث أضرار به. فإذا كانت تلك الأضرار شديدة — حتى مع المعدلات المنخفضة لتكاثر الآفة أو المسبب المرضى — كان النبات حساسًا Sensitive. أما إن كانت الأضرار قليلة بالرغم من شدة تكاثر الآفة أو المسبب المرضى .. فإن النبات يكون قادرًا على تحمل الإصابة Tolerant. وقد سبقت مناقشة هذين المصطلحين وذكرنا أنهما يقعان على مقياس واحد.

أما المقاومة فإنها تقع مع القابلية للإصابة على مقياس واحد، ويعنى بها قدرة النبات على حماية نفسه من الإصابة بمسببات الأمراض والآفات، التى تنخفض — قليلاً أو كثيرًا — قدرتها على التطفل على النبات المقاوم، والتكاثر عليه؛ وبذا .. يقل — قليلاً أو كثيرًا — الضرر الذى يحدث من جراء هذا التطفل، أو ذلك التكاثر.

ويتبين مما تقدم أن مقاومة النبات أو قابليته للإصابة يمكن أن تكون على مستويات مختلفة؛ فيوصف النبات بأنه شديد القابلية للإصابة، أو قابل للإصابة، أو متوسط القابلية للأصابة، أو متوسط المقاومة، أو مقاوم، أو مقاوم بدرجة عالية. فإذا وصلنا إلى الحالة التى لا يمكن فيها للآفة أو المسبب المرضى اختراق دفاعات النبات إطلاقًا .. فإن ذلك هو ما يعرف بالمناعة Immunity، ويكون النبات منيعًا.

وإذا ما تمعنًا فى مفهوم القابلية للإصابة، والمقاومة، والمناعة - على ضوء الشرح المتقدم — فإننا نجد أنها لا تصلح للاستعمال فى مجال التربية لتحمل الظروف البيئية القاسية .. فأين العلاقة البيولوجية، وأين التطفل؟ وأين التكاثر؟ وأين التفاعل والديناميكية التى يمكن بهما وصف النبات بالمقاومة، أو القابلية للإصابة؟. كما يتبين لأول وهلة أن مصطلح المناعة ليس له وجود فى مجال التربية لتحمل الظروف البيئة القاسية. فلا يوجد نبات منيع ضد الانحرافات الحادة فى أى عامل بيئى، وهناك — دائمًا — حدود لقدرة النباتات على تحمل الانحرافات فى العوامل البيئية.

ومع ذلك .. فكثيرًا ما نقرأ عن مقاومة النباتات للملوحة، أو للحرارة العالية أو المنخفضة، أو لإصابتها بالعيوب الفسيولوجية (غير المرضية)، أو مناعتها لتلك العيوب.

ويرى المؤلف أن تلك الأوصاف قد تصلح – مجازًا – وقد تكون مفيدة لتقريب المعنى المطلوب لغير المتخصصين، ولكن يُفضل تجنب استعمالها فى مجال التربية لتحمل الظروف البيئية القاسية؛ توخيًا للدقة العلمية.

وبذا .. يتبين أن مصطلحى الحساسية والقدرة على التحمل هما أفضل المصطلحات التى يمكن استخدامها فى وصف تأثر النباتات بمختلف العوامل البيئية؛ فيوصف النبات بالحساسية إن كان تأثره كبيرًا، وبالتحمل إن كان قليل التأثر، مع توصيف المصطلحين بالقلة، أو التوسط أو الشدة حسب الحالة.

مصادر تحمل الظروف البيئية القاسية

يمكن العثور على مصادر وراثية لتحمل الظروف البيئية القاسية فى كل مما يلى:

١– الأصناف التجارية المحسنة وسلالات التربية.

٢– الأصناف المحلية أو البلدية، وإن كانت تحتوى – غالبًا – على صفات أخرى غير مرغوب فيها.

٣– الأنواع البرية القريبة من المحصول المنزرع المراد تحسينه:

تتوفر فى كثير من الأحيان مصادر للصفات المرغوب فيها فى الأنواع البرية القريبة من المحصول المنزرع، وهى الأنواع التى تكون قد خضعت للانتخاب الطبيعى المستمر لتحمل الظروف التى تتواجد طبيعيًّا فيها. ولكن مدى الاستفادة من تلك الأنواع يتحدد بأمرين، هما:

أ– غالبًا ما تكون قدرة التحمل للظروف البيئية القاسية فى هذه الأنواع مردها إلى صفات لا تكون مطلوبة فى المحصول المراد تحسينه، مثل صفتى العصيرية succulence، والزغبية pubescence.

ب– كثيرًا ما ترتبط الصفات المرغوب فيها بصفات أخرى غير مرغوب فيها، والتى غالبًا ما يصعب التخلص منها خلال مراحل التربية؛ مما يزيد من فرص انتقالها إلى المحصول المنزرع، وهذا ما يعرف باسم linkage drag.

ومن بين المصادر البرية — القريبة من الأنواع البرية — التى تتوفر فيها صفتى تحمل الجفاف أو الملوحة ما يلى (Singh ١٩٩٣):

المحصول المنزرع	النوع البرى القريب	صفة التحمل
القمح	*Aegilops variabilis*	الجفاف
	Ae. speltoides	الجفاف
	Ae. umbellulata	الجفاف
	Ae. squarrosa	الجفاف
	Agropyron pontica	الملوحة
	A. cliac	الملوحة
قصب السكر	*S. spontaneum*	الجفاف والملوحة
الطماطم	*Solanum cheesmanii*	الملوحة

وتُعرف عديد من الأمثلة الأخرى لشتى حالات تحمل الظروف البيئية القاسية فى مختلف المحاصيل الزراعية نذكر تفاصيلها فى الفصول التالية من الكتاب.

طرق التقييم لتحمل الظروف البيئية القاسية

يتطلب نجاح برامج تربية النباتات أن تكون طرق التقييم المتبعة فيها — لأية صفة كانت — سهلة وسريعة، بحيث يمكن إنجازها فى أقصر وقت ممكن وبأقل جهد، وأقل تكلفة؛ ذلك لأن المربى يتعين عليه — غالبًا — تقييم مئات — أو آلاف — من النباتات فى كل جيل من أجيال التربية. ويختلف المربى — فى هذا الشأن — عن غيره من الباحثين الذين تكون أعداد معاملاتهم — غالبًا — محدودة، بما يسمح بأن تكون طرق التقييم التى يستخدمونها أكثر استنزافًا للوقت، والجهد، والمال، وربما كانت أكثر دقة.

ومن الطبيعى أن يكون هناك حد أدنى للدقة فى طرق التقييم المستخدمة فى برامج التربية، كما يجب أن تتوفر المرونة فى هذا الشرط؛ ففى بداية برامج التربية — حينما

يقوم المربى بتقييم أوّلى لأعداد كبيرة من الأصناف والسلالات التى تتباين كثيرًا فى الصفة موضوع الدراسة – فإن الحد الأدنى للدقة فى التقييم يكفى لتمييز السلالات عن بعضها فى تلك المرحلة. ومع تقدم برنامج التربية .. تقل – تدريجيًّا – التباينات المشاهدة، بما يتعين اللجوء إلى طرق للتقييم تكون أكثر دقة؛ ليمكن تمييز النباتات – المختلفة وراثيًّا فى الصفات المقيمة – عن بعضها البعض. كذلك تقل – تدريجيًّا – أعداد النباتات والسلالات المقيمة مع تقدم التربية؛ الأمر الذى يسمح باتباع طرق أكثر تكلفة.

وغنى عن البيان أن توفر طرق دقيقة قليلة التكلفة – منذ البداية – يغنى عن تغيير طرق تقييم الصفات المرغوب فيها خلال برنامج التربية. وإذا لجأ المربى إلى طرق غير مباشرة للتقييم، كأن يستدل من وجود صفة ما فى النبات على الصفة المرغوب فيها – التى يتطلب ظهورها إجراء اختبارات خاصة – فإنه يتعين وجود ارتباط قوى بين الصفتين، ويتعين تحديد مدى قوة هذا الارتباط إحصائيًّا.

ويمكن إيجاز الطرق المتبعة فى التقييم لتحمل الظروف البيئية القاسية فيما يلى:

١– طرق مباشرة:

ومن أمثلتها ما يلى:

أ– إجراء التقييم فى حقول تتوفر فيها العوامل البيئية المرغوب فى التقييم لتحملها، خاصة ما يتعلق منها بالعوامل الأرضية، مثل: ملوحة التربة، أو انخفاض أو ارتفاع الـ pH، أو مستوى العناصر ... إلخ. وقد يجرى التقييم فى مناطق صناعية تسودها ملوثات معينة للهواء، أو فى مناطق تتعرض – دائمًا – لانحراف حاد فى درجة الحرارة، سواء أكانت بالارتفاع، أم بالانخفاض.

يفضل فى هذه الحالات إجراء التقييم للصفة المرغوب فيها مباشرة منفردة، أو مع المحصول إن أمكن، ولكن لا يفضل التقييم للمحصول منفردًا؛ لأن ذلك قد يعنى احتمال انتخاب تراكيب وراثية لا لشئ إلاّ لكونها ذات كفاءة إنتاجية عالية.

تتميز هذه الطريقة بكونها عملية وواقيعة؛ لأن المنتج النهائي المرغوب فيه — وهو المحصول — يؤخذ في الحسبان منذ البداية، ولكن يعيبها ما يلي:

(١) استنزافها لكثير من الوقت والجهد، لضرورة بقاء النباتات في الأرض لحين حصادها.

(٢) ليست دقيقة، وقد تعطي نتائج خاطئة، لأن ارتفاع المحصول قد يرجع إلى عوامل وراثية خاصة بتلك الصفة، ولا علاقة لها بتحمل العوامل البيئية القاسية السائدة.

(٣) لا تفيد في تمييز التراكيب الوراثية التي تتحمل العوامل البيئية القاسية لأسباب (صفات) مختلفة؛ بينما يكون ذلك مطلوبًا ليتسنى تجميع تلك الصفات في تركيب وراثي واحد ربما يكون أكثر تحملاً للعوامل البيئية القاسية.

(٤) تكون الاختبارات الحقلية دائمًا عرضة للتقلبات في العوامل البيئية؛ الأمر الذي ربما لا تتحقق معه سيادة العامل أو العوامل البيئية المرغوب في التربية لتحملها.

ب- إجراء التقييم في الصوبات (البيوت المحمية):

تتشابه هذه الطريقة في مميزاتها مع طريقة التقييم الحقلي السابقة، وتزيد عليها في إمكانية السيطرة التامة على العوامل البيئية، واستمرار برنامج التربية في غير المواسم العادية لنمو النباتات.

جـ - إجراء التقييم في المختبرات تحت ظروف متحكم فيها:

تسمح هذه الطريقة بالتقييم لصفات معينة ترتبط بالأساس الفسيولوجي للصفة الظاهرة للمربي؛ أي بصفة تحمل الظروف البيئية القاسية، كما تسمح بتمييز التراكيب الوراثية — التي تتحمل تلك الظروف — لأسباب مختلفة.

٢- طرق غير مباشرة:

يجري التقييم لتحمُّل العامل البيئي المعني — في هذه الحالة — بتعريض النباتات لمعاملات خاصة يكون تأثيرها مرتبطًا بمدى حساسية أو تحمل النباتات للانحراف في هذا العامل البيئي. ولعل من أبرز الأمثلة على ذلك المعاملة بكل من الإثيفون والتظليل.

أ- المعاملة بالإثيفون:

استخدم Tripp & Wien (١٩٨٩) معاملة الرش ٢-٣ مرات بالإثيفون بتركيز ٧٥ جزءًا -٢٠٠ جزء فى المليون فى تقييم الفلفل لتحمل براعمه الزهرية للظروف البيئية القاسية - التى تؤدى إلى سقوطها - حيث أدت المعاملة إلى سقوط البراعم الزهرية - للأصناف الحساسة للحرارة العالية - بدرجة أكبر مما حدث فى الأصناف التى تتحمل الحرارة العالية. وربما ترجع العلاقة بين العاملين (الحرارة العالية والإثيفون) إلى أن الظروف القاسية - المتمثلة فى الحرارة العالية - يترتب عليها إنتاج النباتات لتركيزات عالية من غاز الإثيلين الذى يعد من الهرمونات المحفزة لتساقط الأعضاء النباتية، بينما تؤدى المعاملة بالإثيفون إلى زيادة تركيز غاز الإثيلين فى النبات.

وفى دراسة تالية .. أكد Wien (١٩٩٠) أن الرش بالإثيفون بتركيز ٧٥ أو ١٥٠ جزءًا فى المليون - فى غياب أية ظروف بيئية قاسية - يفيد كثيرًا فى تعرف التراكيب الوراثية الحساسة لهذه الظروف. كما وجد أن تظليل النباتات (كما يأتى تفصيله تحت "ب") إلى درجة حجب ٨٠٪ من الضوء الساقط عليها يعطى النتيجة ذاتها، ولكن طريقة التظليل تميزت عن الرش بالإثيفون بأنها قابلة للتطبيق فى مدى أوسع من الظروف البيئية. وباستخدام أى من هاتين الطريقتين، تمكن الباحث من تمييز ثلاثة أصناف أقل من غيرها تعرضًا لتساقط الأزهار والبراعم الزهرية، وهى: Ace، و Canape، و Belrubi.

كما استخدم الإثيفون أيضًا - فى إنجلترا - فى تقييم الطماطم لمقاومة الملوحة العالية؛ حيث ارتبطت شدة الأعراض التى أحدثتها معاملة الإثيفون بالحساسية للملوحة فى جيرمبلازم الطماطم.

ب- التظليل:

إن سقوط أزهار بعض النباتات مثل الفلفل دون عقد يمكن أن يحدث فى ظروف الحرارة العالية ليلاً أو نهارًا وكذلك ظروف التظليل، ففى كلتا الحالتين يتم تمثيل الإثيلين بمعدلات عالية فى الأزهار، الذى يكون العامل الأساسى فى سقوطها. ويؤكد ذلك أن معاملة الفلفل بالمركبات المنتجة للإثيلين - مثل الإثيفون - بتركيزات منخفضة

يمكن أن يُحدث – كما أسلفنا – سقوطًا للأزهار فى الظروف الطبيعية، مع وجود علاقة سلبية بين ظاهرة سقوط الأزهار فى الفلفل وقابلية أزهارها لإنتاج الإثيلين (كلما انخفضت قابلية إنتاج الإثيلين كلما ازدادت المقاومة لسقوط الأزهار).

ولقد أظهرت هجن الفلفل التى طورت للزراعات المحمية فى هولندا – مثل Mazurka، و Sultan – قدرة عالية على المقاومة لسقوط الأزهار تحت ظروف التظليل التى تحدث فى الصوبات بسبب الغطاء البلاستيكى وما يتراكم عليه من أتربة؛ الأمر الذى قد يصل بالتظليل إلى ٥٠٪.

ويتبين من دراسة أجريت على ٧٧ عشيرة من الفلفل – منها كثير من السلالات المرباة داخليًّا وبعض الهجن و ٧ عشائر جيل ثانى – أن تعريض النباتات لتظليل بنسبة ٦٠٪ لمدة ٣٥ يومًا بعد الشتل أدى إلى سقوط الأزهار بكثافة عالية فى عديد من العشائر باستثناءات قليلة من كل من السلالات والهجن وبعض انعزالات فى عشائر الجيل الثانى التى عقدت أزهارها وأنتجت ثمارًا طبيعية مع معاملة التظليل. ويعد ذلك مدخلاً للتربية – ليس فقط لتحمل التظليل – وإنما كذلك لتحمل الحرارة العالية لوجود ارتباط بين الصفتين (Shifriss وآخرون ١٩٩٤).

٣- التقييم من خلال مزارع الأنسجة:

يجرى التقييم لتحمل الظروف البيئية القاسية عن طريق مزارع الأنسجة؛ حيث يتم عزل سلالات خلايا Cell Lines قادرة على تحمل تلك الظروف. وقد اتبعت هذه الطريقة بنجاح فى مجالات التربية لتحمل الملوحة والجفاف، والحرارة العالية، والحرارة المنخفضة، ونقص العناصر، والتركيزات العالية من الألومنيوم (الذى يتوفر بتركيزات سامة فى الأراضى التى ينخفض فيها الـ pH كثيرًا).

ويتعين – بعد عزل سلالات الخلايا المرغوب فيها – تهيئة الظروف المناسبة لتميز نباتات كاملة منها؛ ليمكن إكثارها جنسيًّا أو خضريًّا، واختبارها لتحمل الإنحراف فى العامل البيئى المعنى تحت الظروف الطبيعية.

ومن أهم مزايا التقييم عن طريق مزارع الأنسجة ما يلى:

أ- إمكانية التحكم فى العوامل البيئية، بما فى ذلك مستوى الانحراف فى العوامل البيئية التى يُرغب فى التربية لتحملها.

ب- تقييم عدد كبير من الخلايا فى ظروف تامة التجانس.

جـ- غياب التباينات - فى الصفات المعنية - التى ترجع إلى اختلافات مورفولوجية، أو إلى اختلافات فى مرحلة النمو النباتى؛ لأن التقييم يتم على المستوى الخلوى.

د- إمكان دراسة الأساس الفسيولوجى للصفات المقيمة على المستوى الخلوى.

ولكن التقييم عن طريق مزارع الأنسجة يعيبه ما يلى:

أ- ضرورة توفر التقنيات المناسبة لتميز النباتات بشكل جيد من سلالات الخلايا المنتخبة؛ الأمر الذى لا يتوفر فى جميع الحالات، كما أن قدرة سلالات الخلايا على التميز تنخفض بشدة مع مرور الوقت.

ب- ربما لا تظهر الصفة المعنية فى النباتات الكاملة التى تتميز من سلالات الخلايا المنتخبة.

جـ- ربما لا تحتفظ النباتات الكاملة - التى تتميز من سلالات الخلايا المنتخبة - بصفات الصنف الأصلى الذى أنتجت منه؛ بسبب ظهور طفرات - غير مرغوبة - فيها.

د- لا تفيد هذه الطريقة فى الانتخاب للصفات التى تعتمد على وظيفة مركبة لعضو نباتى، أو مجموعة من الأعضاء أو الأنسجة النباتية؛ مثل انتقال العناصر فى الجهاز الوعائى (عن Stavarek & Rains ١٩٨٤).

ونقدم فى جدول (١-١) أمثلة على بعض حالات تحمل الشدِّ البيئى التى أمكن الانتخاب لها فى مزارع الأنسجة.

جدول (١-١): أمثلة لحالات انتخاب فى مزارع الأنسجة لبعض ظروف الشدّ البيئى (عن Remotti ١٩٩٨).

النوع	طبيعة التحمل الذى تحقق من خلال مزارع الأنسجة
Sorghum bicolor	تحمل الأراضى الحامضية
Daucus carota	تحمل الألومنيوم
Nicotiana plumbaginifolia	تحمل الألومنيوم
Oryza sativa	تحمل الألومنيوم
Solanum tuberosum	تحمل الألومنيوم
Datura innoxia	تحمل الكادميوم
Nicotiana tabacum	تحمل الكادميوم
Oryza sativa	تحمل الكادميوم
	تحمل الشدّ الرطوبى
Triticum durum	تحمل الشدّ الرطوبى
Triticum aesativum	تحمل الشدّ الرطوبى، وتحمل الحرارة العالية
Gossypium hirsutum	تحمل الحرارة العالية (٣٨°م)
Cucumis melo	القدرة على الإنبات فى الحرارة المنخفضة (١٤°م)
Linum usitatissimum	القدرة على الإنبات فى الحرارة المنخفضة (٥-٨°م)
Medicago sativa	تحمل التجمد (-١٦°م)
Oryza sativa	تحمل البرودة (٥-١٠°م)
Trifolium pretense	تحمل التجمد (-١٠°م)
T. aestivum	تحمل التجمد (-١٣°م)
Zea mays	تحمل البرودة (٤°م)
Beta vulgaris	تحمل الأشعة فوق البنفسجية UV-B

الصفات التى تفيد فى الانتخاب لتحمل حالات الشدّ

يجب أن تتوفر فى الصفات التى يُجرى الانتخاب على أساسها لتحمل حالات الشدّ، ما يلى:

١- أن يكون من السهل تقديرها أو تقييمها.

٢- أن تكون درجة توريثها عالية، أو — على الأقل — متوسطة.

٣- يجب أن تتوفر تباينات وراثية كبيرة في الصفة.

٤- يجب أن تظهر قدرًا عاليًا من الصلة بصفة تحمل حالة الشدِّ.

٥- يجب أن تُظهر قدرًا من الصلة بالمحصول تحت ظروف الشدِّ.

وتتم دراسة الصفات التي يُعتقد — نظريًا — أنها على صلة بصفة أو صفات تحمل الظروف البيئية القاسية على النحو التالي:

١- يتم أولاً تطوير تقنيات ملائمة لقياسها.

٢- يلي ذلك غربلة الجيرمبلازم لتقدير التباين الوراثي في تلك الصفات.

٣- قد يدل وجود ارتباط بين تلك الصفات والمحصول تحت ظروف الشدِّ على أهميتها في برامج التربية.

٤- إلا أن ذلك الارتباط يجب أن يؤيَّد بمقارنة أداء سلالات ذات أصول وراثية متشابهة تقريبًا near isogenic lines لكل صفة على حدة. وتتطلب مقارنة السلالات ذات الأصول الوراثية المتشابهة جهدًا ووقتًا كبيرين، وتكون مناسبة — على الأرجح — للصفات التي يتحكم فيها عدد محدود من الجينات oligogenic traits.

٥- ولذا .. فإن الطريقة الأفضل — عمليًا — تكون بتلقيح أبوين يختلفان في ٤-٥ من أكثر صفات تحمل الظروف الشدِّ البيئي أهمية، ثم إخضاع أنسال الجيل الثالث للانتخاب في الاتجاهين (+،-) لكل صفة. ويلي ذلك تقدير انحدار regression قيم عائلات الجيل الرابع على تلك الخاصة بعائلات الجيل الثالث. ويعقب ذلك إجراء قياسات المحصول في الجيل الخامس أو السادس في بيئات مختلفة؛ أي تحت ظروف الشدِّ وظروف عدم الشدِّ. وتحدد نتائج هذه الدراسة مصادر مقاومة كل حالة من حالات الشدِّ البيئي والصفات المتصلة بها.

٦- وكبديل .. يمكن عمل تلقيح مركب composite cross بتلقيح عدة سلالات تتباين بوضوح (+،-) في صفات تحمل حالة الشدِّ. ويُحافظ على الأجيال التالية

بالتلقيح الذاتى إلى أن تصبح النباتات أصيلة وراثيًّا تقريبًا. يلى ذلك انتخاب نباتات عشوائيًّا، وتقييم أنسالها تحت ظروف الشدِّ، حيث يمكن من البيانات المتحصل عليها تقدير درجة توريث حالة الشدِّ والمحصول والارتباط بينهما. وإذا أظهرت صفة مقاومة حالة الشدِّ درجة عالية من الارتباط، ودرجة توريث أعلى من درجة توريث المحصول ذاته، فإنها تكون مفيدة كوسيلة للانتخاب لمقاومة حالة الشدِّ فى برامج التربية (Singh ١٩٩٣).

ولقد طورت شركة Evogene برنامجاً (software) يمكن عن طريقه التنبؤ بالجينات التى يُرغب فى اكتشافها لأجل صفات معينة، وأطلقت عليه الاسم ATHLETE. أمكن عن طريق هذا البرنامج اكتشاف الجين Evo133، الذى يُعد من الجينات المؤمل عليها فى زيادة تحمل النباتات لظروف الشدِّ البيئى (الجفاف، وملوحة التربة ومياه الرى، والحرارة العالية) فى مختلف النباتات. نُقل هذا الجين بالفعل — بطرق الهندسة الوراثية — إلى كل من الطماطم، والذرة، وفول الصويا، والقطن، حيث أظهرت النباتات التى حولت وراثيًّا زيادة فى المحصول قدرت بنحو ٢٥٪ تحت الظروف العادية، و ٢٠٪ تحت ظروف الشدِّ البيئى (Evogene — ٢٠١٠ — الإنترنت).

مشاكل التربية لتحمل الظروف البيئية القاسية

إن من أبرز مشاكل التربية لتحمل الظروف البيئية القاسية، ما يلى:

١- ضرورة تحديد شدة الانحراف فى العامل البيئى التى يُرغب فى تحملها؛ الأمر الذى يصعب تحديده بسبب التباين الشديد فى مدى ذلك الانحراف من منطقة لأخرى.

٢- يكون من الأسهل إجراء الانتخاب لتحمل الظرف البيئى القاسى فى ظروف متحكم فيها، ولكن الأفضل أن تجرى الاختبارات تحت الظروف الطبيعية فى الحقل، فى الوقت الذى يصعب فيه التحكم فى ظروف الحقل.

٣- يرجع تحمل الانحراف فى أى عامل بيئى — عادة — إلى مجموعة من الصفات

التى تُعطى معًا — خاصية التحمل؛ ومن ثم لا يمكن الاعتماد على خاصية واحدة فى الانتخاب للتحمل، ولابد من دمج مجموعة الصفات فى دليل انتخاب واحد متكامل؛ الأمر الذى يتطلب جهدًا كبيرًا، وتكلفة عالية، واهتمامًا أكبر من القائمين على برنامج التربية، فضلاً عما يواجه ذلك الدليل الانتخابى المتكامل من مشاكل تنفيذية.

٤- نظرًا لأن كثيرًا من الصفات التى قد تُسهم فى تحمل الظرف البيئى القاسى قد تؤدى إلى خفض المحصول (مثل صفتى التبكير فى النضج وحساسية الثغور)، فإن الأمر قد يتطلب مزيدًا من جهود التربية لتحسين المحصول فى الأصناف المتحملة التى تم إنتاجها.

٥- يلزم الانتخاب للعامل البيئى القاسى تحت ظروف الشدّ، بينما يتعين الانتخاب للمحصول العالى — بالتبادل — فى الظروف الطبيعية.

٦- لا يمكن فى كثير من الأحيان الاعتماد على الأنواع البرية فى التربية بسبب ما تحمله من صفات كثيرة غير مرغوب فيها، والتى قد يكون بعضها مرتبطًا بصفة التحمل (Singh ١٩٩٣).

المعادلات المستخدمة فى دراسات الشدّ البيئى

معادلات التنبؤ بالمحصول تحت ظروف الشدّ

وضع Fischer & Maurer (١٩٧٨) المعادلة التالية للمحصول تحت ظروف الشدّ:

$$Y = Y_p (1 - S \times D)$$

حيث إن:

Y = المحصول المتوقع تحت ظروف الشدّ.

Y_p = المحصول فى الظروف الطبيعية (potential yield).

S = الحساسية لمستوى معين من ظروف الشدّ البيئى.

D = مستوى أو مدى الشدّ.

علمًا بأن:

$$D = (1 - X/X_p)$$

حيث إن:

X = متوسط محصول كل الأصناف تحت ظروف الشدّ.

X_p = متوسط محصول كل الأصناف تحت الظروف الطبيعية.

وبالمعالجة الجبرية نجد أن:

$$S = (1 - Y)\bar{Y}_p/D$$

$$= (Yp - Y)/(\bar{Y}p \times D)$$

وبما أن D تكون ثابتة بالنسبة لكل اختبار معين، فإن S تصبح مقياسًا للنقص في المحصول الذى تحدثه حالة الشدّ، مقارنة بالمحصول الطبيعى، وتكون القيمة المنخفضة لـ S هى المفضلة، وبذا .. فإن S تكون معكوس التحمل.

هذا .. إلاّ أن S لا تكون ذات أهمية إذا كان الصنف ذا $\bar{Y}_p$ منخفضة بطبيعته.

معادلات قياس تحمل الشدّ أو الحساسية له

دليل الحساسية للشدّ

يقدر دليل الحساسية (أو قابلية الإصابة) للشدّ stress susceptability index (اختصارًا: SSI) بالمعادلة التالية (Fischer & Maurer ١٩٧٨):

$$SSI = (1 - \bar{Y}_{Si} / \bar{Y}_{Pi})/ SI$$

حيث إن:

Y_{si} = محصول الصنف تحت ظروف الشدّ.

Y_{Pi} = محصول الصنف تحت الظروف الطبيعية.

SI يقدر بالمعادلة التالية: $SI = (1 - \bar{Y}_s)/ \bar{Y}_P$

حيث إن:

$\bar{Y}_S$ = متوسط المحصول الكلى (لجميع الأصناف المختبرة) تحت ظروف الشدّ.

$\bar{Y}_P$ = متوسط المحصول الكلى (جميع الأصناف المختبرة) تحت الظروف الطبيعية.

دليل تحمل الشدّ:

يقدر دليل تحمل الشدّ stress tolerance index (اختصارًا: STI) بالمعادلة التالية (Fernandez ١٩٩٢):

$$STI = (Y_{Pi} \times Y_{Si}) / (\bar{Y}_P)^2$$

دليل التحمل:

يقدر دليل التحمل tolerance index (اختصارًا: TOL) بالمعادلة التالية (Rosielle & Hamblin ١٩٨١):

$$TOL = Y_{Pi} - Y_{Si}$$

دليل المتوسط الهندسي:

يقدر دليل المتوسط الهندسي geometric mean index (اختصارًا: GMI) بالمعادلة التالية:

$$GMI = \sqrt{Y_{Pi} \times Y_{Si}}$$

متوسط الإنتاجية:

يقدر متوسط الإنتاجية mean productivity (اختصارًا: MP) بالمعادلة التالية:

$$MP = Y_{Pi} + Y_{Si})/2$$

دليل تحمل الشدّ المحور:

يقدر دليل تحمل الشدّ المحور modified stress tolerance (اختصارًا: MSTI) بالمعادلة التالية (Naderi وآخرون ١٩٩٩):

$$MSTI = K \times [(Y_{Pi} \times Y_{Si})]/\bar{Y}_P$$

وتقدر K بالمعادلة التالية:

$$K = Y_{Si}^2 / \bar{Y}_S^2$$

معادلات كفاءة استخدام المياه

تقدر كفاءة استعمال الماء water efficiency (اختصارًا: WUE) — فى البطاطس على سبيل المثال — بالمعادلة التالية:

$$WUE = TY / TWU$$

حيث إن:

TY = محصول الدرنات TY (أو الجزء الاقتصادى الذى يزرع من أجله أى محصول).

TWU = كمية الماء الكلية المستعملة total water used بالمتر المكعب/هكتار.

التربية لتحسين صفات وثيقة الصلة بتحمل ظروف بيئية متباينة

سرعة إنبات البذور

يعد إسراع إنبات البذور وسيلة فعالة لتجنب احتمالات تعرضها لظروف بيئية غير مناسبة، ولتقصير الفترة التى تظل البذور معرضة خلالها لهذه الظروف إن وجدت.

لقد لوحظت اختلافات واضحة بين أصناف الطماطم فى سرعة إنبات بذورها ووجد Whittington & Fierelanger (١٩٧٢) أن سرعة الإنبات صفة وراثية تتميز بما يلى:

١- أغلب التأثير الجينى فيها إضافى.

٢- تتأثر بالتركيب الوراثى للنبات الأم.

٣- ترتبط إيجابيًا بوزن البذرة.

كما تبين من دراسات Pet & Garretsen (١٩٨٣) وجود اختلافات وراثية بين أصناف الطماطم فى حجم بذورها؛ حيث ظهرت صفة البذور الكبيرة فى هجين الطماطم إكستيز Extase. ويستدل من دراستهما على أن هذه الصفة يتحكم فيها عوامل سيتوبلازمية. وقد أكدت الدراسة أن البذور الكبيرة تنبت بسرعة أكبر من الصغيرة، وتنتج بادرات ذات أوراق فلقية أكبر حجمًا، ونباتات أقوى نموًّا. إلاّ أن تأثير حجم البذرة يختفى — غالبًا — فى النباتات الكبيرة.

التخلص من غطاء البذرة شبه الصلد

تعرف البذور شبه الصلدة فى الفاصوليا بأنها البذور الجافة التى لا تمتص الماء خلال الأربع والعشرين ساعة الأولى من النقع فى الماء، ولكنها تكتسب الرطوبة — بسرعة —

خلال ١٤ يومًا من وضعها فى جو ذى رطوبة نسبية مرتفعة، ويمكنها الإنبات بعد ذلك بصورة طبيعية. ويتأخر إنبات البذور شبه الصلدة نحو ٢-٣ أيام؛ مما يؤدى إلى زيادة احتمالات تعرضها للظروف البيئية غير المناسبة وإلى عدم تجانس النضج؛ ولذلك أهمية كبيرة عند إنتاج الفاصوليا للتصنيع. وقد وجدت اختلافات وراثية بين أصناف الفاصوليا فى تلك الصفة (عن Morris ١٩٧١).

وفى دراسة أجريت على ٣٨٨ صنفًا من الفاصوليا .. تبين أن ٨٠٪ منها كان بها بذور صلدة بنسبة تراوحت من ١٪-٧٩٪. وبالتلقيح بين السلالات الخالية من البذور الصلدة والسلالات ذات النسبة العالية من البذور الصلدة .. كانت بذور الجيل الأول وسطًا بين الآباء، وظهرت كل الانعزالات الممكنة فى الجيل الثانى؛ مما يدل على أن عدد الجينات الذى يتحكم فى هذه الصفة قليل نسبيًّا (عن Copeland ١٩٧٦).

وفى دراسة أخرى وجد Dickson & Boettger (١٩٨٢) أن تلك الصفة يتحكم فيها عدة جينات مع سيادة غير تامة لصفة البذور غير الصلدة. وقد كانت هذه الصفة مرتبطة بصفة قوة نمو البادرات، وقدرت درجة توريثها – على النطاق الضيق – بنحو ٢٠٪-٥٠٪.

ويفضل دائمًا أن تكون البذور نصف صلدة Semihard؛ لأن البذور التى تمتص الماء بسرعة شديدة تكون أكثر عرضة للإصابة بتشققات البذور؛ مما يؤدى إلى إنتاج بادرات غير طبيعية. وتميز البذور المرغوبة بنقع البذور (بعد تجفيفها سلفًا إلى ٦٪ رطوبة) فى الماء لمدة ١٢-٢٤ ساعة مع ملاحظتها؛ للتخلص من السلالات التى تتشرب بذورها بالماء قبل مرور ١٢ ساعة، وتلك التى تبقى بذورها غير متشربة بالماء لمدة تزيد على ٢٤ ساعة، وهى التى تكون بذورها صلدة، بينما تكون السلالات التى تتشرب بذورها بالماء خلال ١٢-٢٤ ساعة نصف صلدة.

قوة النمو الجذرى

من المعروف أن النباتات ذات المجموع الجذرى القوى أكثر قدرة على تحمل

ظروف الجفاف؛ ثبت ذلك فى عديد من الأنواع المحصولية، مثل محاصيل الحبوب والنجيليات عمومًا (الشعير، والأرز، والشوفان)، والبرسيم الأبيض، والبرسيم الحجازى.

وإلى جانب علاقة النمو الجذرى القوى بتحمل الجفاف، فقد ثبتت علاقته — كذلك — بكل من كفاءة امتصاص المغنيسيوم وزيادة كفاءة العلاقة التعاونية مع بكتيريا العقد الجذرية، وزيادة مقاومة النباتات (الذرة والأرز) للرقاد.

ولقد تبين من التحليل الوراثى أهمية كلاً من الفعل الجينى الإضافى وغير الإضافى فى الوزن الجاف للجذور فى القمح والأرز والقطن والدُخن اللؤلؤى. ففى الذرة سادت التأثيرات الإضافية للجينات فى التحكم فى كل من طول الجذور وعددها وحجمها ووزنها الرطب والجاف. وفى الخضر قدر أن نحو ٣٠٪ من الجينوم النباتى خاص بصفات الجذور. ولقد وجدت قوة هجين عالية وجوهرية فى معظم صفات الجذور فى الأرز والقمح والدُخن اللؤلؤى (Chloupek & Rod ١٩٩٢).

المقاومة للرقاد

يُفقد محصول النباتات التى تتعرض للرقاد إما بسبب أنها لا تكمل نضجها، وإما لأنها لا تحصد آليًّا مع باقى النباتات فى الحقل. يكثر الرقاد فى الذرة ومحاصيل الحبوب الصغيرة تحت وطأة المطر والبَرَدْ والعواصف، وذلك بعد إزهار النباتات، ولكن قبل نضجها. ويؤدى ضعف السيقان بسبب كثرة التسميد الآزوتى أو الإصابات المرضية أو الحشرية إلى زيادة تفاقم الحالة.

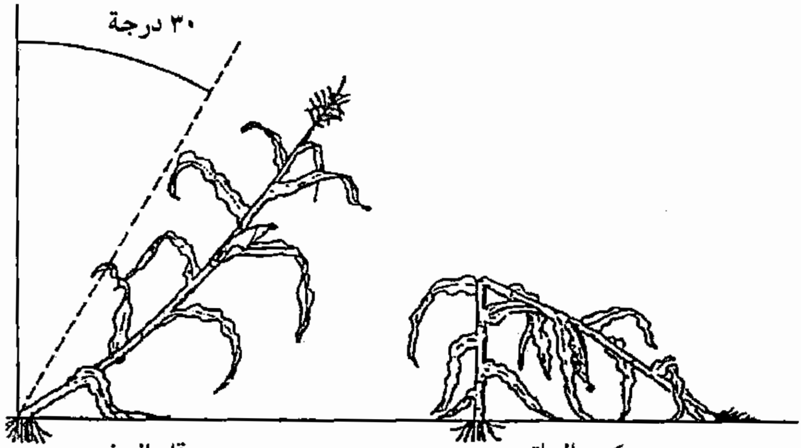
تتضمن التربية للحد من الرقاد ما يلى:

١- جعل السيقان قصيرة، وقوية، ومرنة لكى تميل أمام الرياح دون أن تنكسر.

٢- جعل النمو الجذرى قويًّا ليقوم بتثبيت النبات جيدًا فى التربة.

٣- زيادة المقاومة للأمراض والحشرات التى تُضعف السيقان.

ويبين شكل (١-١) أنواع الرقاد كما يحدث فى محصول الذرة.



شكل (١-١): أنواع الرقاد فى الذرة. يُعبر عن الرقاد فى الذرة برقاد الجذور **root lodging** إذا مال الساق أكثر من ٣٠° عن الوضع الرأسى، أو ررقاد الساق إذا ما كسر الساق تحت مستوى الكوز (**Poehlman & Sleper** ١٩٩٥).

بعض المصادر ذات الطبيعة العامة

تناول Gupta (١٩٩٢) بالشرح المسهب موضوع التحسين الوراثى للنباتات فى مختلف الصفات الفسيولوجية، متضمنة الصفات ذات العلاقة بالعوامل البيئية والشدّ البيئى، مثل: عدم الحساسية للفترة الضوئية، ونمو وبناء المجموع الجذرى، والقدرة على تثبيت آزوت الهواء الجوى فى كل من البقوليات وغير البقوليات.

وللتفاصيل المتعلقة بتربية الفاكهة لتحمل الظروف البيئية القاسية (الحرارة المنخفضة والعالية، ونقص الرطوبة الأرضية، والملوحة، وتلوث الهواء) .. يراجع Quamme & Stushnoff (١٩٨٣).

الفصل الثانى

الأساس الفسيولوجى لتحمل الشدِّ البيئى

الارتباط بين الاستجابات لمختلف حالات الشدِّ البيئى

غالبًا ما ترتبط حالات شد الجفاف والملوحة والحرارة والبرودة والشد التأكسدى معًا، وقد تتسبب فى أضرار خلوية متشابهة. فمثلاً تظهر أعراض شد الجفاف فى الملوحة – أساسًا – كشد أسموزى يترتب عليه اتلاف حالة الـ homeostasis وتوزيع الأيونات فى الخلية. كذلك فإن الشدّ التأكسدى الذى – غالبًا – ما يصاحب شد الحرارة العالية والملوحة والجفاف – قد يؤدى إلى دنترة البروتينات بنوعيها الوظيفى والبنائى. وتبعًا لذلك .. فإن حالات الشدّ المتباينة تلك غالبًا ما تُنَشِّط إشارات متشابهة للمسارات الأيضية واستجابات خلوية واحدة، مثل إنتاج بروتينات الشد، وزيادة تنشيط مضادات الأكسدة، وتراكم المواد الذائبة المتوافقة مع الحالة (Wang وآخرون ٢٠٠٣).

تفاعلات تحمل حالات الشدِّ البيئى: المثيرات والمستقبلات والاستجابات والمسارات

يعرف الشدّ البيئى على النباتات – عمليًا – بأنه قوة أو حالة معاكسة أو غير قياسية تثبط الوظائف الطبيعية والنظام البيولوجى لهذه النباتات.

تُفصل الخلية عما يحيط بها بحاجز فيزيائى، هو الغشاء البروتوبلازمى. هذا الغشاء منفذ – فقط – لبعض الجزيئات الدهنية الصغيرة، مثل الهرمونات الاستيرودية التى يمكنها النفاذ خلال الغشاء إلى السيتوبلازم، بينما تكون الأغشية غير منفذة للمواد الذائبة فى الماء، كالبروتينات، وغيرها من الجزيئات الكبيرة. وتبدأ الاستجابات الخلوية – أساسًا – بحدوث تفاعل بين المادة خارج الخلية وبروتين الغشاء البلازمى. وتعرف هذه المادة التى توجد خارج الخلية باسم ligand (أو المثير elicitor)، بينما يعرف بروتين الغشاء البلازمى – الذى يتحد مع هذا الجزئ

ويتفاعل معه — باسم المستقبل receptor. وتعمل عدة إشارات شد بيئية وبيولوجية) كمثيرات للخلية النباتية.

يكون أول استقبال لحالة الشدّ بواسطة المستقبلات التى توجد بالغشاء البلازمى للخلية النباتية، وتنتقل الإشارة بعد ذلك إلى السيتوبلازم؛ الأمر الذى يترتب عليه توليد مرسلات إضافية، منها الكالسيوم، والمواد النشطة فى الأكسدة reactive oxygen species (اختصارًا: ROS)، والـ inositol phosphates. وتُعدِّل هذه المرسلات الإضافية — مثل الـ inositol phosphates — من مستوى الكالسيوم. وهذا الاضطراب فى مستوى أيون الكالسيوم السيتوبلازمى يتم الإحساس به بواسطة البروتينات الرابطة للكالسيوم calcium binding proteins، وهى التى تعرف — كذلك — باسم حاسّات الكالسيوم Ca^{2+} sensors. ويبدو أن هذه الحاسّات لا يوجد بها أى نشاط إنزيمى، وهى تغير من بنيتها بطريقة تعتمد على الكالسيوم. تتفاعل هذه البروتينات الحاسّة برفقائها المقابلة التى تتفاعل معها لتبدأ سلسلة تفاعلات فسفرة phosphorylation، وتستهدف جينات الشدّ الرئيسية التى تستجيب لحالة الشدّ، أو تستهدف عوامل الـ transcription التى تتحكم فى تلك الجينات. وتؤدى نواتج تلك الجينات — فى نهاية الأمر — إلى تأقلم النبات وتساعده على البقاء فى الظروف غير المناسبة. وبذا .. فإن النبات يستجيب لحالات الشد كخلايا مفردة وبالتداؤب ككائن كامل.

ويعمل أكسيد النيتريك nitric oxide كجزئ نشط فى إعطاء إشارات بيولوجية فى النباتات تحت ظروف الشدّ البيئى، وهو الذى قد يستحث تأثيرات مفيدة أو ضارة للخلايا النباتية؛ الأمر الذى يعتمد على التركيز المحلى لأكسيد النيتريك. ويتناول Arasimowicz & Floryszak-Wieczorek (٢٠٠٧) دور هذا المركب فى إعطاء الإشارات التى تقود إلى التعبير عن جينات الاستجابات الدفاعية تحت مختلف ظروف الشدّ البيئى.

وقد تعود التغيرات التى يستحثها الشدّ فى التعبير الجينى إلى تكوين هرمونات، مثل

حامض الابسيسك، وحامض السلسيلك، والإثيلين. وهذه الجزيئات قد تضخم من الإشارة الأولى، لتبدأ دورة أخرى من الإشارات التى قد تسلك نفس الطريق، أو تستعمل مركبات مختلفة كلية لساراتها (Mahajan & Tuteja ٢٠٠٥).

ولقد أمكن عزل جين الفراولة FaOLP2 (وهو: osmotin-like protein؛ اختصارًا: OLP)، ويعتقد أنه يشفر لتكوين بروتين بادئ يحتوى على ٢٢٩ حامض أمينى. وقد أدى تعريض الفراولة لأى من المحفزات البئية مثل حامض الأبسيسك أو حامض السلسيلك أو التجريح الميكانيكى إلى تحفيز حث الجين FaOLP2 فى خلال ٢-٦ ساعات من المعاملة؛ بما يعنى أن هذا الجين ربما يفيد فى حماية النباتات من حالات الشدّ ذات العلاقة بالضغط الأسموزى العالى (Zhang & Shih ٢٠٠٧).

ومن بين الاستجابات النباتية لبعض حالات الشدّ البيئى، ما يلى:

- يمكن أن يزداد تعبير الجين المسئول عن تمثيل بروتين الصدمة الحرارية heat schock protein بمقدار ٢٠٠ ضعف بفعل التعرض للشدّ الحرارى إذا ما واكب ذلك نقص فى تعبير الجينات المسئولة عن النشاط الحيوى الطبيعى للخلايا housekeeping genes.

- كذلك ينتج عن التعرض للصدمات الحرارية زيادة فى الكالسيوم بالسيتوبلازم، وهو الذى يتحد مع الكالموديولين calmodulin لتنشيط إنزيم الـ glutamate decarboxylase؛ مما يؤدى إلى زيسادة تراكم الـ 4-aminobutyric acid، الذى يتواجد فى عدد من استجابات الشدّ.

- ويرتبط الغدق بحالة غياب الأكسجين عن الجذور anoxia، التى ينتج عنها تثبيط نشاط إنزيم الـ ACC oxidase. ويتم تمثيل الـ ACC فى الجذور فى تلك الظروف، وهو الذى ينتقل من خلال الخشب إلى النموات الخضرية، حيث يتحول إلى إثيلين، الذى يستحث حالة تدلى أنصال الأوراق إلى أسفل epinasty.

- ويحدث الشدّ الضوئى عندما يزيد معدل امتصاص الفوتونات (وحدات الكم

الضوئى) عن معدل استخدامها. وفى تلك الحالات تتكون مركبات الـ ROS بما فى ذلك فوق أكسيد الأيدروجين ومشتقات الأيدروكسيدات والـ superoxides. وأهم وسائل الدفاع هى: الـ alternative oxidase system، والـ xanthophylls cycle. كما تؤدى أضرار الأوزون والأشعة فوق البنفسيجية إلى إنتاج مركبات الـ ROS التى تتحلل بإنزيمات الـ redox الخلوية بمساعدة جزيئات مضادات الأكسدة (عن Cassells & Doyle ٢٠٠٣).

ولمزيد من التفاصيل حول الاستجابات الجزيئية فى النباتات لمختلف عوامل الشدِّ البيئى (شدِّ البرودة والتجمد، وشدِّ الحرارة العالية، وشدِّ الملوحة، وشدِّ الجفاف) .. يراجع Shinozaki & Yamaguchi-Shinozaki (١٩٩٩).

تعديل وضبط الضغط الأسموزى

تؤثر خاصية تعديل وضبط الضغط الأسموزى osmotic adjustment فى تحمل عديد من حالات الشدِّ، وهى شدِّ نقص الرطوبة الأرضية، والشدِّ الحرارى، وشدِّ البرودة، وشدِّ الملوحة.

المركبات العضوية الذائبة المتوافقة

تتراكم فى النباتات لدى تعرضها لشدٍّ ملحى أو لجفاف أو لحرارة منخفضة مركبات عضوية ذات قدرة عالية على الذوبان وذات وزن جزيئى منخفض تعرف باسم المركبات الذائبة المتوافقة compatible solutes. تتواجد هذه المركبات فى صورة ثابتة داخل الخلايا ولا تدخل فى عمليات الأيض بسهولة، كما لا يكون لها أى تأثير على وظائف الخلية حتى مع تراكمها بتركيزات عالية. ولا تُعرف على وجه التحديد وظائف تلك المركبات فى الكائنات الحية، ولكن نظرًا لأن كثيرًا من حالات الشدِّ البيئى تُسبب جفافًا للخلايا، فإن تراكم تلك المواد ربما يلعب دورًا فى زيادة الضغط الأسموزى الداخلى؛ مما يمنع فقد الماء من الخلايا.

ومن أبرز المواد الذائبة المتوافقة المانيتول manitol والتريهالوز trehalose والكحولات

السكرية الأخرى، والأحماض الأمينية مثل البرولين proline، ومشتقات الأحماض الأمينية مثل الجليسين بيتين glycinebetaine. وتتراكم بعض تلك المركبات – مثل البرولين – فى كل الأنواع النباتية تقريبًا، بينما يتواجد بعضها الآخر – مثل الجليسين بيتين – فى النباتات عالية التحمل للملوحة أو للبرودة (Iba ٢٠٠٢).

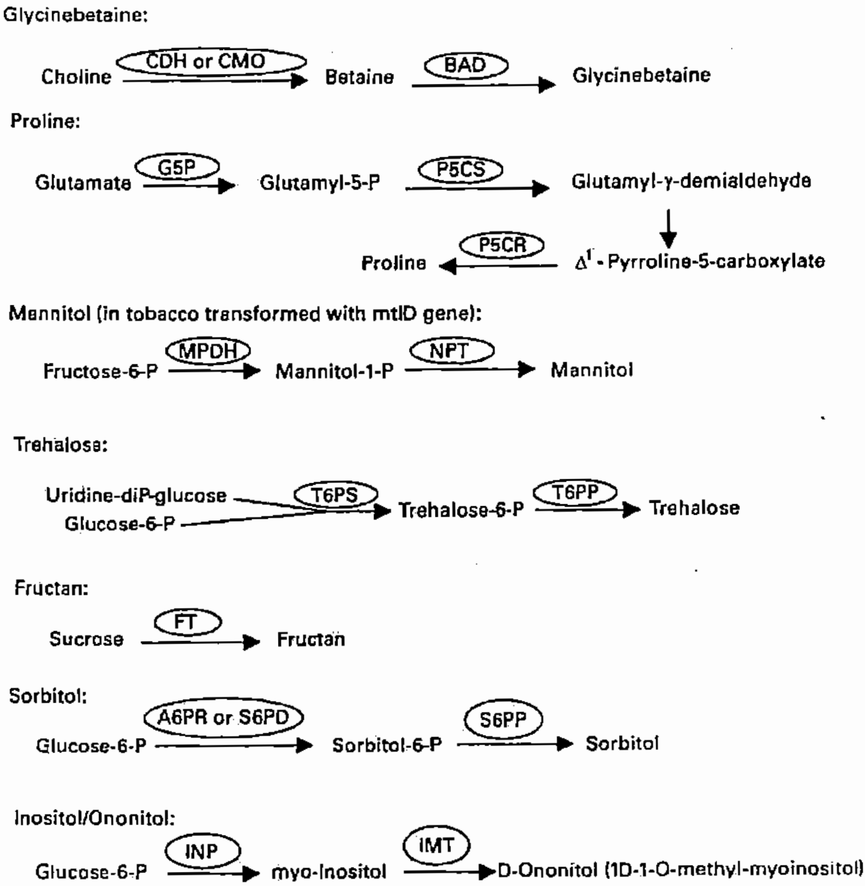
تمثيل المركبات المتوافقة الحافظة للضغط الأسموزى

إن تراكم المركبات المتوافقة الذائبة osmolytes فى النباتات تحت ظروف الشدّ الأسموزى ظاهرة معروفة. وتتضمن تلك المركبات أساسًا: البرولين proline، والتريهالوز trehalose، والفروكتان fructan، والمانيتول mannitol، والجليسين بيتين glycinebetaine. ويتم تمثيل تلك المركبات من خلال المسارات الأيضية المبينة فى شكل (٢-١).

السكريات الذائبة

إن من الاستجابات الشائعة لظروف الجفاف والحرارة المنخفضة والملوحة فى النباتات تراكم السكريات (على الرغم مما يحدثه الشدّ من نقص فى معدل البناء الضوئى) والمواد الذائبة الأخرى المتوافقة. تخدم تلك المركبات كحاميات أسموزية osmoprotectants، كما تقوم – فى بعض الأحيان – بجعل الجزيئات البيولوجية أكثر ثباتًا تحت ظروف الشدّ. ويعد التريهالوز أحد أهم السكريات الذائبة التى تُسهم فى حماية النباتات من حالات الشدّ الأسموزى.

إن التريهالوز trehalose عبارة عن مركب مُختزل يتكون من جزيئين من الجلوكوز disaccharide of glucose ويلعب دورًا فسيولوجيًا هامًا كواق ضد حالات الشدّ غير البيولوجى فى عدد كبير من الكائنات، منها البكتيريا والخمائر واللافقاريات. ولقد وجد أن التريهالوز يثبت (يمنع تدهور) الإنزيمات والبروتينات والأغشية الليبيدية التى فقدت رطوبتها، وكذلك حماية التراكيب الحيوية من الأضرار التى يمكن أن تحدث لها أثناء تعرضها للجفاف.



شكل (٢-١): المسارات الأيضية لتمثيل المركبات المتوافقة الذائبة في النباتات (الـ osmolytes أو الـ osmoprotectants) (Zhang وآخرون ٢٠٠٠).

A6PR: aldose-6-P reductase.
BADH: betaine aldehyde dehydrogenase used by both *E. coli* and plants.
CDH: choline dehydrogenase used by *E. coli*.
CMO: choline monooxygenase used by plants.
FT: fructosyltransferase (levan).
G5P: glutamate-5-phosphotransferase.
IMT1: myo-inositol O-methyltransferase.
INPS:myo-inositol-1-P synthase.
MPDH: mannitol-1-phosphate dehydrogenase.
NPT: a nonspecific phosphatase.

P5CR: Δ^1-pyrroline-5-carboxylate reductase.
P5CS: Δ^1-pyrroline-5-carboxylate synthetase.
S6PD: sorbitol-6-P dehydrogenase.
S6PP: sorbitol-6-P phosphatase.
T6PP: trehalose-6-P phosphatase.
T6PS: trehalose-6-P synthase.

ويبدو أن معظم الأنواع فى المملكة النباتية لا يتراكم فيها التريهالوز بكميات محسوسة، وذلك باستثناء النباتات شديدة التحمل للجفاف التى تُعرف باسم "النباتات التى تبعث فيها الحياة" resurrection plants. هذا .. إلاّ أن الاكتشاف الحديث الخاص بوجود جينات متماثلة (متشابهة homologus) لتمثيل التريهالوز فى *Selaginella lepidophylla*، و *Arabidopsis thaliana*، وعديد من الأنواع النباتية المحصولية يفيد بأن القدرة على تمثيل التريهالوز قد تكون أمرًا شائعًا فى المملكة النباتية.

نجد فى البكتيريا والخمائر أن التريهالوز يتم تمثيله على خطوتين كما يلى: فى البداية يتكون الـ trehalose-6-phosphate من كل من الـ UDP-glucose، و glucose-6-phosphate فى تفاعل يتم تحفيزه بالـ TPS. وفى الخطوة الثانية يتحول الـ trehalose-6-phosphate إلى trehalose بواسطة الإنزيم trehalose-6-phosphate (اختصارًا: TPP).

وقد جرت محاولات للتحويل الوراثى لكل من التبغ والبطاطس لجعلها منتجة بوفرة للتريهالوز بالاعتماد على الجينات trehalose-6-phosphate (اختصارًا: TPS)، و TPP (أحدهما أو كلاهما) من الخميرة *Escherichia coli*، إلاّ أن ذلك التحول نتج عنه — كذلك — تأثيرات متعددة غير مرغوب فيها، منها التقزم والأيض المتحور حتى فى ظروف النمو الطبيعى.

وفى محاولة أخرى تم تحويل الأرز وراثيًّا بجين مندمج fusion gene هو trehalose-6-phosphate synthase/phosphatase (اختصارًا: TPSP) يتضمن مناطق التشفير لجينى otsA، و otsB (اللذان يشفران للـ TSP، و TPP، على التوالى) فى *E. coli*. يتميز هذه

الاتجاه بالحاجة إلى عمل عملية تحول وراثى واحدة مع زيادة فى كفاءة تكوين التريهالوز.

ومقارنة بالأرز غير المحول وراثيًا فإن عديدًا من السلالات المستقلة المحولة وراثيًّا كان نموها طبيعيًّا، وأظهرت قدرًا أقل من أضرار التأكسد الضوئى photo-oxidative، وتوازنًا معدنيًّا أكثر ملاءمة تحت ظروف كل من شدِّ الملوحة والجفاف والحرارة المنخفضة. واعتمادًا على ظروف النمو، فإن الأرز المحول وراثيًّا تراكم فيه التريهالوز بمستويات بلغت ٣-١٠ أضعاف تلك التى حدثت فى النباتات التى لم تحول وراثيًا. وقد بقيت قمة إنتاج التريهالوز تحت مستوى ملليجرام واحد لكل جرام وزن طازج؛ بما يفيد أن التأثير الأولى للتريهالوز ليس كمادة ذائبة متوافقة، وإنما — على الأصح — أن زيادة تراكم التريهالوز ترتبط بمستويات أعلى من المواد الكربوهيدراتية الذائبة وقدرة أعلى على البناء الضوئى تحت كل من ظروف الشدِّ والظروف الطبيعية؛ مما يتفق مع الدور المقترح لتنظيم التريهالوز للإحساس بالسكر وأيض المواد الكربوهيدراتية (Garg وآخرون ٢٠٠٢).

البروتينات الزائلة

يُعرف عديد من البروتينات النباتية التى يُستحث تكوينها استجابة للشدِّ الملحى، وتقسم تلك البروتينات إلى مجموعتين مختلفتين، هما: بروتينات الشدِّ الملحى التى تتكون استجابة للشدِّ الملحى فقط، والبروتينات المصاحبة للشدِّ، وهى التى تتراكم استجابة — إلى جانب الشدِّ الملحى — لكل من شدِّ الحرارة والبرودة والجفاف والغدق وزيادة ونقص العناصر المغذية.

يمكن أن توفر البروتينات التى تتراكم فى النباتات التى تنمو فى الظروف المحلية مخزونًا من النيتروجين، يمكن إعادة استخدامه بعد انتهاء حالة الشدِّ، وقد تلعب دورًا فى التعديل الأسموزى. وقد يتم تمثيل تلك البروتينات لدى تعرض النباتات لظروف الشدِّ، أو قد تتواجد طبيعيًّا بتركيزات منخفضة، ثم تزداد لدى تعرض النباتات لظروف

الشد. ومن أمثلة تلك البروتينات بروتين الأوزموتين osmotin فى التبغ، وهو ٢٦ كيلو دالتون (26 kDa)، والجرمين germin (وهو أيضًا ٢٦ كيلو دالتون ولكنه مختلف عن الأوزموتين) فى الشعير، وبروتين ٢٢ كيلو دالتون فى الفجل، وبروتينات أخرى عديدة، بالإضافة إلى الأنواع المختلفة من بروتينات الـ LEA فى الأرز على سبيل المثال (Ashraf & Harris ٢٠٠٤).

الأحماض الأمينية والأميدات

تتراكم الأحماض الأمينية فى النباتات الراقية فى ظروف الشدّ الملحى. ومن بين الأحماض الأمينية الهامة: الآلانين alanine، والأرجنين arginine، والجليسين glycine، والسيرين serine، والليوسين leucine، والفالين valine، بالإضافة إلى الحمض الإيمينى imino acid: البرولين proline، والأحماض الأمينية غير البروتينية: السترولين citroline، والأورنيثين ornithine. كذلك تتراكم الأميدات amides مثل: الجلوتامين glutamine، والأسباراجين asparagine فى النباتات التى تتعرض للشدّ الملحى.

وقد وجد أن الأحماض الأمينية الحرة الكلية فى الأوراق تكون أعلى فى سلالات دوار الشمس والقرطم والجرجير المتحملة للملوحة عما فى السلالات الحساسة للملوحة.

ويعد تراكم البرولين أحد أكثر الظواهر شيوعًا فى كثير من ذوات الفلقتين، ووحيدات الفلقة – تحت ظروف الشد الملحى – على الرغم من أنه لم يتراكم فى بادرات الشعير استجابة لشدّ كلوريد الصوديوم. هذا .. إلاّ أن البرولين يتراكم استجابة لشدّ الجفاف كذلك. ويفيد البرولين فى تنظيم تراكم النيتروجين المستعمل، وهو نشيط جدًّا أسموزيًّا، ويُسهم فى ثبات الأغشية البلازمية، ويخفف من إتلاف كلوريد الصوديوم للأغشية البلازمية، وهو لا يثبط نشاط الإنزيمات حتى ولو تراكم بتركيزات أعلى من التركيزات المثلى.

هذا .. إلا إنه لا توجد تلك العلاقة الموجبة بين تراكم البرولين وتحمل الملوحة فى

بعض النباتات؛ فقد وجد أن تراكم البرولين يزداد فى أصناف الطماطم الحساسة للملوحة عما فى الأنواع البرية، كما لم يمكن الاعتماد على محتوى البرولين كدليل حساس للشدِّ الملحى فى فول الصويا؛ ووجدت علاقة عكسية بين تراكم البرولين وتحمل الملوحة فى كل من *Vigna mungo* والأرز والطماطم (عن Ashraf & Harris ٢٠٠٤).

متعددات الأمين

تحتوى المركبات المتعددة الأمين polyamines على مجموعتى أمين أو أكثر، وأكثرها شيوعًا فى النباتات الراقية: البوترسين putrescine، والاسبرميدين spermidine، والاسبرمين spermine، كما تتواجد ثنائيات الأمين: diaminopropane، و cadaverine وإن كانت أقل شيوعًا.

ويمكن بناء على دور متعددات الأمين البيولوجى تقسيمها إلى مجموعتين، هما:

- مجموعة تضم البوترسين والـ cadaverine ودورهما شبيه بدور الأوكسينات والجبريلينات، وذلك فيما يتعلق باستطالة الخلايا وتكوين الجذور.
- مجموعة تضم الاسبرميدين والاسبرمين، وهما — مثل السيتوكينينات — ينظمان انقسام الخلايا وتكوين الأعضاء organogensis، وشيخوخة النبات.

تقوم متعددات الأمين فى الـ pH المتعادل بحماية الدنا DNA والرنا RNA، كما تقوم بحماية البروتوبلازم، وتنشيط انقسام الخلايا أثناء تكوين الأجنة، وتؤخر الشيخوخة فى معظم النباتات، إلاّ إن دورها فى المحافظة على ثبات الأغشية البلازمية مشكوك فيه، كما أن دورها فى التعديل الأسموزى صغير مقارنة بالمركبات النيتروجينية الأخرى.

يتباين تراكم مختلف متعددات الأمين فى مختلف النباتات التى تتعرض للملوحة ما بين التراكم والانخفاض وعدم التأثر. فقد وجد إنه — تحت ظروف الشدِّ الملحى — يزداد البوترسين فى كل من الأرز والقطن والفول، بينما لم يتأثر تركيزه فى الشعير، كذلك يزداد الاسبرميدين فى الأرز وإن كان قد وجد أنه ينخفض فى ذات المحصول فى

دراسات أخرى، أما الاسبرمين فقد وجد أنه ينخفض فى الأرز. ويبدو أن تراكم متعددات الأمين لا يكون تحت تأثير الشدّ الملحى فقط، حيث إنه يحدث فى ظروف شد أخرى (Ashraf & Harris ٢٠٠٤).

الجليسين بيتين

يتكون الجليسين بيتين glycine betaine من الكولين choline، حيث يتم تمثيله من خلال خطوتى أكسدة للكولين بواسطة الإنزيمين: cholinemonooxygenase، و betaine aldehyde dehydrogenase، ولقد أمكن عزل الجينين المسئولين عن التشفير لهذين الإنزيمين من بعض النباتات، وجرت محاولات لنقلهما – منفردين – بطرق الهندسة الوراثية لبعض النباتات لتمثيل الجليسين بيتين، إلاّ أن عدم توفر كميات كافية من الكولين والمادة الوسطية: بيتين ألدهيد betaine aldehyde حال دون تحقيق الهدف من عملية التحول الوراثى. هذا إلا إنه عندما حُوِّل الأرز وراثيًّا بالجين الخاص بتمثيل الإنزيم betaine aldhyde dehydrogenase، ثم عُومل الأرز المحول بـ betaine aldehyde خارجيًّا، فإن النباتات تراكم بها كميات كبيرة من الجليسين بيتين، وأظهرت تحملاً جيدًا لكل من الملوحة والحرارة المنخفضة.

ومن خلال مسارات أيضية أخرى، يستطيع نوعا البكتيريا *E. coli*، و *Arthrobacter globiformis* تمثيل الجليسين بيتين من الكولين بواسطة الإنزيمين choline dehydrogenase، و choline oxidase، على التوالى. وعندما نُقِلَ الجين CodA الخاص بتمثيل الـ choline oxidase – بطرق الهندسة الوراثية – إلى التبغ أو *Arabidopsis* فإن النباتات تمكنتا من تمثيل الجليسين بيتين، وتميزت بزيادة قدرتها على تحمل شد الملوحة وشد الحرارة المنخفضة والتجمد. كذلك فإن انخفاض معدل إنبات البذور فى ظروف الحرارة المنخفضة تم التغلب عليه جزئيًّا. هذا إلا أن تراكم الجليسين بيتين كان منخفضًا للغاية (١ ميكرمول/جم وزن طازج) وكان التركيز حوالى ١٪–١٠٪ من تركيز المركب فى النباتات المتحملة للملوحة تحت ظروف الشدّ الملحى (Iba ٢٠٠٢).

البوليولات

تعد البوليولات من المركبات العضوية الذائبة المتوافقة التى تلعب دورًا فى التنظيم الأسموزى تحت ظروف الشدّ الملحى، وهى عبارة عن كحولات polyhydric، وهى تتواجد فى طررز غير حلقية وأخرى حلقية، ويشيع تواجدها فى المملكة النباتية. وأكثرها تواجدًا يتضمن البوليولات غير الحلقية: المانيتول mannitol، والجليسرول glycerol، والسوربيتول، وكذلك البوليولات الحلقية: الـ ononitol، والـ pinitol. وعمومًا .. يُعتقد أن البوليولات تتراكم فى السيتوبلازم فى بعض النباتات المحبة للملوحة للتغلب على الاضطرابات الأسموزية التى تحدثها التركيزات العالية للأيونات غير العضوية التى تتراكم فى الفجوات العصارية. وإلى جانب دور البوليولات فى التنظيم الأسموزى، فإنها تفيد كذلك كمضادات للأكسدة.

تتراكم البوليولات فى عديد من الأنواع النباتية استجابة لظروف الشدّ الملحى وشدّ الجفاف (Ashraf & Harris ٢٠٠٤).

ولقد بُنِىَ الاهتمام بالـ polyols فى بادئ الأمر على أساس دورها فى النبات كحاميات أسموزية osmoprotectants، وذلك بسبب كونها من المواد العضوية الذائبة المتوافقة compatible solutes. إلا أنه تبين – فيما بعد – أن الـ polyols تلعب دورًا أكبر فى تحمل عوامل الشدّ البيئى باعتبار فاعليتها الكبيرة كمضادات للأكسدة antioxidants (Williamson وآخرون ٢٠٠٢).

تكوين مضادات الأكسدة

تتوفر أدلة قوية على أن إنتاج المواد النشطة فى الأكسدة reactive oxygen species (اختصارًا: ROS) يزداد ويُحفز فى النباتات استجابة لعوامل شدٍّ بيئى مختلفة، مثل: الملوحة، والجفاف، والغدق، والحرارة الشديدة الارتفاع والشديدة الانخفاض، وشدة الإضاءة العالية، ومعاملات مبيدات الحشائش، ونقص العناصر المغذية، وكذلك استجابة للشدّ الحيوى. وتتميز النباتات ذات المحتوى العالى من مضادات الأكسدة بالمقاومة

العالية لأضرار الأكسدة التى تُحدثها المركبات النشطة فى الأكسدة (عن Ashraf & Harris ٢٠٠٤).

تعمل المركبات النشطة فى الأكسدة (ROS) كجزيئات تعطى الإشارة لقدح وتنسيق استجابات النبات لحالات الشدّ. ويعد تنظيم الجهاز الدفاعى المضاد للأكسدة الذى يعادل تفاعلات الأكسدة والتفاعلات المضادة للأكسدة ضروريًا لتحديد مصير النبات. ويتكون هذا النظام الدفاعى من مدى من مضادات الأكسدة الأولية الإنزيمية وغير الإنزيمية. وهى عبارة عن إنزيمات حامية ومركبات ذات وزن جزيئى منخفض، مثل حامض الأسكوربيك والجلوتاثيون glutathione والمركبات الفينولية (Tseng وآخرون ٢٠٠٧أ).

تتضمن العناصر النشطة فى الأكسدة (الـ ROS) أنيونات السوبر أوكسيد superoxide anions (O_2^-)، وفوق أكسيد الأيدروجين ($H_2O_2^-$)، وشق الأيدروكسيل hydroxyl radical ($^{\bullet}OH$)، والـ singlet oxygen ($^1O_2$). تُحدث تلك العناصر أضرارًا للخلايا بأكسدة محتوياتها. وتزيد هذه العناصر فى النباتات عند تعرضها لحالات الشدّ البيئى، مثل الحرارة المنخفضة، والجفاف، وشدة الإضاءة العالية، وغيرها.

تُنتج هذه المركبات (الـ ROS) خلال عمليات الأيض الهوائية الطبيعية عندما تتسرب إليكترونات من سلاسل انتقال الإليكترونات electron transport chains فى الميتوكوندريات والبلاستيدات الخضراء، وتتفاعل مع الأكسجين (O_2) فى غياب مستقبلات أخرى.

تشترك ستة إنزيمات فى وقف التأثير السام للعناصر النشطة فى الأكسدة فى النباتات الراقية، وهى:

superoxide dismutase (SOD)
ascorbate peroxidase (APX)
catalase (CAT)
monodehydroascorbate reductase (MDAR)
dehydroascorbate reductase (DHAR)
glutathione reductase (GR)

وبينما يتواجد الإنزيم CAT فى الجسيمات الصغيرة microbodies لجميع النباتات، فإن باقى الإنزيمات يتوزع وجودها بين البلاستيدات الخضراء، والسيتوبلازم، والميتوكوندريات، والجسيمات الصغيرة (Iba ٢٠٠٢).

تمتلك النباتات القدرة على التخلص من السوبر أوكسيد بمساعدة إنزيم الـ superoxide dismutase (اختصارًا: SOD)، الذى يحفز عملية الـ dismutation لل superoxide إلى فوق أكسد الأيدروجين والأكسجين، والذى يُعد هامًّا فى منع اختزال الأيونات المعدنية، ومن ثم تمثيل الـ hydroxyl radicals. ويمكن استبعاد فوق أكسيد الأيدروجين بإنزيم الـ ascorbate peroxidase الذى يقع فى أغشية الـ thylakoid.

ويحفّز إنزيم glutathione peroxidase (اختصارًا: GPx) اختزال الـ H_2O_2 والـ hydroperoxides غير العضوية إلى ماء أو الكحولات المقابلة. ولقد وجد أن نباتات الطماطم المحولة وراثيًّا بأحد إنزيمات الـ GPx الحيوانية الأصل غير المعتمد على السيلنيم selenium-independent (وهو Gpx5) — عندما لم تواجه بأى تحد بيئى أو حيوى — أظهرت نشاطًا عاليًّا للـ GPx، بينما لم تظهر عليها أى تباينات مورفولوجية، مقارنة بنباتات الكنترول غير المحولة وراثيًّا. وفى المقابل فإن تعريض النباتات المحولة وراثيًّا لحرارة منخفضة إلى درجة يُعرف أنها تستحث حالة الأكسدة لم يتغير فيها نشاط البناء الضوئى، بينما تأثر سلبًا فى نباتات الكنترول (عن Herbette وآخرين ٢٠١١).

ولقد أظهرت نباتات الطماطم تلك المحولة وراثيًّا بالـ selenium-independent glutathione peroxidase ٥٠٪ زيادة فى نشاط الإنزيم. وعندما عُرِّضت تلك النباتات — وكذلك نباتات كنترول غير محولة وراثيًّا إما لشدٍّ ميكانيكى، أو للعدوى بالفطر *Oidium neolycopersici* (وهو فطر biotrophic) أو لفطر *Botrytis cinerea* (وهو فطر necrotrophic) أظهرت النباتات المحولة وراثيًّا تحملاً للشدِّ الميكانيكى، ولكنها كانت أكثر قابلية للإصابة بالفطرين (Herbette وآخرون ٢٠١١).

الأساس الفسيولوجى لتحمل الظروف البيئية القياسية المتحصل عليها من مزارع الأنسجة

يبدو أن الأساس الفسيولوجى لتحمل بعض الظروف البيئية القاسية يخضع لتحكم بعض الجينات المنظمة الرئيسية؛ نظرًا لأن بعض سلالات الخلايا المقاومة المعزولة تظهر مقاومة لعديد من الظروف فمثلاً .. نجد أن السلالات المقاومة للملوحة غالبًا ما تكون مقاومة للجفاف. كذلك فإن سلالة خلايا من قصب سكر مقاومة لتثبيط النمو الذى يحدثه الـ hydroxyproline أظهرت تحملاً عاليًّا للبوليثيلين جليكول (الذى يرفع الضغط الأسموزى لبيئة الزراعة)، والحرارة المنخفضة (عن Taji وآخرين ٢٠٠٢). كذلك وُصِفَت سلالة من القمح انتخبت من مزرعة كالس عوملت بحامض الأبسيسك بأنها ذات قدرة عالية على تحمل ظروف الشدّ البيئى. وقد كانت تلك السلالة غير حساسة لمستويات حامض الأبسيسك المنتج بواسطة النبات، سواء أكان ذلك فى مرحلة البادرة، أم النبات البالغ (عن Remotti ١٩٩٨).

هذا .. وتتراكم الـ Quaternary Ammonium Compounds (اختصارًا: QAC) — مثل الـ glycine betaine فى بعض الأنواع البكتيرية، والنباتات المحبة للملوحة، وفى عديد من النباتات العادية (خاصة من العائلتين الرمرامية والنجيلية) استجابة لأى من الشدّ الملحى أو الجفافى، ويزداد تراكمها فى الأنواع البرية المتحملة للملوحة، مثل *Medicago marina*، إلاّ أن تلك العلاقة لا تظهر بوضوح فى جميع الحالات.

وأدت معاملة مزارع الأنسجة بحامض الأبسيسك إلى عزل سلالات من الخلايا مقاومة للحامض من كل من القمح و *Nicotiana sylvestris* ، وكانت تلك السلالات مقاومة لكل من الحرارة العالية والجفاف فى القمح ولكن ليس فى *N. sylvestris*.

وتلعب الأمينات المتعددة polyamines — كذلك — دورًا فى تحمل النباتات لمختلف ظروف الشدّ البيئى، مثل البوتاسيوم، والشدّ الملحى، والحرارة العالية. ومن أمثلة تلك الأمينات المتعددة ما يلى:

spermine spermidine putrescine

ويبدو أن تلك المركبات تلعب دورًا فى الحماية من الشدّ الملحى بحفظ التوازن الكاتيونى – الأنيونى، وبالمحافظة على الأغشية الخلوية فى حالات التركيزات العالية من الملوحة فى الوسط الخارجى (عن Gulati & Jaiwal ١٩٩٧).

الفصل الثالث

تحمل الحرارة المنخفضة

تعد القدرة على تحمل الحرارة المنخفضة أو التجمد صفة معقدة تتأثر بعديد من الجينات التى تؤثر – بالتالى – فى عديد من المسارات الأيضية. وعلى سبيل المثال .. فإن التغيرات فى التعبير الجينى أثناء عملية التأقلم على الحرارة المنخفضة تتضمن عدم تشبع الأغشية الخلوية، وتراكمات فى كل من السكر، والبروتين، والأحماض النووية، والمركبات التى تزيد من الضغط الأسموزى، والهرمونات ... إلخ. ومن المعتقد أن تلك التغيرات تنظم توقيت ومعدل حدوث حالة الأقلمة ومستوى الأقلمة التى تصل إليها النباتات، ومدة اكتساب النباتات لها خلال فصل الشتاء، ومعدل فقدها لها عند ارتفاع درجة الحرارة فى الربيع. ولهذه الأسباب فإن دراسات التحول الوراثى لأجل زيادة القدرة على تحمل البرودة أو التجمد لم تأت بنتائج فعالة كثيرًا.

وتتوقف قدرة النبات على التأقلم على البرودة — جزئيًا — على قدرته على الاستمرار فى البناء الضوئى وكذلك قدرته على تشتيت الطاقة الضوئية الزائدة؛ لأجل منع عملية الأكسدة الضوئية photo-oxidation (Palta ١٩٩٢).

دور التقسية فى تحمل الحرارة المنخفضة

يُستدل من الدراسات الحديثة أن جانبًا كبيرًا من قدرة نباتات المناطق الباردة على تحمل البرودة يُستحث من خلال عملية التقسية أو الأقلمة acclamation التى تمر بها تلك النباتات جراء تعرضها لحرارة منخفضة بصورة تدريجية ومتزايدة. تحدث خلال التقسية عديدًا من التغيرات الفسيولوجية الجزيئية، ولعل من أهمها تنشيط وتثبيط عمل جينات مختلفة بفعل الحرارة المنخفضة. تؤدى إعادة برمجة reprogramming

تعبير الجينات إلى تراكم — ليس فقط بروتينات حماية — ولكن كذلك مئات النواتج الأيضية الأخرى التى يُعرف لبعضها وظائف حماية (عن Zhu وآخرين ٢٠٠٧).

وتتضمن تقسية البرودة التعبير عن بعض الجينات التى تعمل على حماية الأغشية البروتوبلازمية من أضرار التجمد. ولقد أمكن التعرف فى نبات الـ Arabidopsis على مجموعة من عوامل النسخ transcription factors — هى البروتينات CBF/DREB1 — تتحكم فى مجموعة من الجينات التى تستحث البرودة عملها لأجل زيادة القدرة على تحمل التجمد (Thomashow ١٩٩٩).

طبيعة تحمل البرودة

دور الأحماض الدهنية غير المشبعة بالغشاء البلازمى

تحتوى الأغشية البروتوبلازمية للخلايا على أحماض دهنية غير مشبعة بدرجة عالية، وهى التى يُشار إليها باسم trienoic fatty acids (اختصارًا: TFA). ورغم تباين كمية تلك الأحماض فى النوع النباتى الواحد تبعًا للبيئة التى يعيش فيها النبات، فإن النباتات ذات القدرة العالية على تحمل الحرارة المنخفضة — مثل القمح — تزداد فيها كمية الـ TFA لتمثل أكثر من ٨٠٪ من جميع الأحماض الدهنية فى الغشاء البلازمى حينما تتعرض لحرارة منخفضة. وفى المقابل .. فإن بعض النباتات الصحراوية والتى تتحمل الأجواء الحارة والجفاف تنخفض فيها بوضوح نسبة الـ TFA فى البيئات الحارة. ولذا .. فإنه يعتقد بأن الـ TFA تلعب دورًا هامًّا فى تحمل النباتات للبرودة والحرارة. ولقد أمكن إنتاج نباتات محولة وراثيًّا ذات قدرة عالية على تحمل الحرارة بتثبيط نشاط الإنزيم omega-3 fatty acid desaturase الذى يقوم بتمثيل الـ TFA (Iba ٢٠٠٦).

وقد تبين لدى مقارنة الأحماض الدهنية فى الأغشية الخلوية للنباتات الحساسة للبرودة بتلك التى تكون فى النباتات المتحملة لها، وفى النباتات التى أقلمت على البرودة مقابل تلك التى لم تؤقلم .. تبين وجود وفرة أكبر من الأحماض الدهنية التى

تحتوى إما على رابطتين غير مشبعتين (حامض اللينوليّك linoleic acid)، وإما على ثلاث روابط غير مشبعة (حامض اللينولينك linolenic acid) بكل حامض دهنى من الدهون الفوسفورية التى توجد فى الأغشية الخلوية بالنباتات الأكثر تحملاً للبرودة عن الأقل تحملاً، وبالنباتات الأكثر تأقلمًا على البرودة عن غير المؤقلمة، هذا مع العلم بأن الأحماض الدهنية غير المشبعة تجعل الأغشية الخلوية أكثر سيولة فى الحرارة المنخفضة، مما يمنع صلابتها عند انخفاض الحرارة إلى أقل من ١٠°م.

ومن المعلوم أن معظم الـ cyanobacteria وعديد من النباتات تحتوى على مستويات عالية من الأحماض الدهنية غير المشبعة فى أغشيتها الخلوية، ولقد وجد أن الجينات الخاصة بعدم تشبع الأحماض الدهنية fatty acid desaturases (مثل الجينات: desA، desB، و desC فى السيانوبكتيريا *Synechocystis* sp.) هى المسئولة عن تحملها للحرارة المنخفضة.

وقد أمكن تحديد وعزل ونقل الجين الذى يشفر لتكوين الإنزيم glycerol-3-phosphate acyltransferase الذى يختص بإضافة ولحام الأحماض الدهنية غير المشبعة إلى العمود الفقرى الجليسرولى glycerol backbone للدهون الفوسفورية، وبذا .. أمكن هندسة نباتات وراثيًّا (نباتات التبغ) كانت أكثر تحملاً للحرارة المنخفضة (عن Murata وآخرين ١٩٩٦، و Chrispeels & Sadava ٢٠٠٣).

أهمية مضادات الأكسدة فى تقليل أضرار البرودة

تُنتج جميع الكائنات الحية عناصر نشطة فى الأكسدة reactive oxygen species (اختصارًا: ROSs)، منها السوبر أوكسيد (O_2^-)، وفوق أكسيد الأيدروجين (H_2O_2)، والـ hydroxyl radical (أى OH). يمكن لهذه العناصر النشطة التفاعل مع عديد من المركبات الخلوية؛ مما يؤدى إلى فقدان لون الصبغات، والإضرار بالبروتينات والأحماض النووية، وأكسدة دهون الأغشية البروتوبلازمية. وتؤدى أضرار الأكسدة الشديدة إلى موت الخلايا والأنسجة.

ويعد الكاتاليز catalase الإنزيم الفاعل الرئيسى الذى يعمل على فوق أكسيد الأيدروجين فى البيروكسى زومات peroxisomes، كما يتواجد فى الميتوكوندريا — كذلك — فى النباتات. ويُنتج فوق أكسيد الأيدروجين خلال كثير من العمليات الخلوية، فهو يتم تمثيله كناتج للتنفس فى الضوء photorespiration، والـ β-oxidation للأحماض الدهنية، وكنتيجة للشدّ البيئى والبيولوجى.

ولقد وجد أن أضرار البرودة فى النباتات تتحقق جزئيًّا بواسطة العناصر النشطة فى الأكسدة التى تحدث أضرارًا ثانوية بالأنسجة. فعلى سبيل المثال .. أدى تعريض بادرات الخيار للبرودة فى الضوء إلى حث أكسدة الدهون واستنفاذ مضادات الأكسدة بما فى ذلك الألفا توكوفيرول α-tocopherol، والجلوتاثيون، وحامض الأسكوربيك (عن Kerdnaimongkol & Woodson ١٩٩٩).

بروتينات الصدمة الحرارية وعلاقتها بتحمل أضرار البرودة فى ثمار الطماطم

دُرس تأثير الجينان المتحكمان فى إنتاج بروتينات الصدمة الحرارية tom66، و tom111 على الطماطم المحولة وراثيًّا بهما، وتبين أن التعبير عنهما استُحِثّ بفعل التعرض للحرارة فى الثمار، والأزهار، والأوراق، والسيقان، ولكن ليس بفعل الحرارة المنخفضة أو العادية المعتدلة، أو بأنواع الشدّ الأخرى مثل الجفاف أو الظروف اللاهوائية. وعندما عُرِّضت ثمار الطماطم لحرارة مرتفعة، ثم نُقلت لحرارة منخفضة فإن مستويات آرإن أى الرسول mRNA لكل من tom66، و tom111 انخفضت أولاً، ولكنها استُحِثَّت بعد ذلك، ولم يلاحظ ذلك الاستحثاث فى الثمار التى لم تُعرض للحرارة. ولقد كان الاستنتاج الذى تم التوصل إليه من تلك الدراسة أن التعبير عن tom66، و tom111 يرتبط بالحماية ضد بعض — وليس كل — أعراض أضرار البرودة فى ثمار الطماطم (Sabehat وآخرون ١٩٩٨).

طرق التقييم لتحمل الحرارة المنخفضة

تتنوع الطرق المتبعة فى تقييم النباتات لتحمل الحرارة المنخفضة حسب النوع النباتى، وحسب كون الهدف القدرة على الإنبات، أم النمو، أم العقد فى الحرارة المنخفضة، كما يلى:

اختبارات القدرة على الإنبات فى الحرارة المنخفضة

تجرى اختبارات التقييم للقدرة على الإنبات فى الحرارة المنخفضة تحت ظروف متحكم فيها ودقيقة فى المختبرات؛ حيث يتم قياس نسبة الإنبات — مباشرة — فى درجات الحرارة المرغوبة، كما يمكن إجراء التقييم تحت ظروف الحقل فى المواسم التى تسودها درجات الحرارة المنخفضة فى المجال المناسب للتقييم، مع تسجيل درجات حرارة التربة من الزراعة إلى حين انتهاء الاختبار. ويكون التقييم الحقلى أكثر واقعية، إلاّ أنه ربما لا ينجح بسبب التقلبات الجوية التى قد تؤدى إلى سيادة درجات حرارة شديدة الانخفاض، أو معتدلة — ومناسبة للإنبات — خلال فترة الاختبار.

اختبارات النمو فى الحرارة المنخفضة

يؤدى بقاء نباتات المواسم الدافئة فى درجات الحرارة المنخفضة (من ٢–١٢°م) لأيام قليلة إلى تعرضها لأضرار البرودة التى يسبق — أو يصاحب — ظهورها تغيرات فسيولوجية؛ أهمها: نقص معدل التنفس والبناء الضوئى، وبطء الحركة الدورانية للسيتوبلازم؛ وحدوث أضرار للأغشية الخلوية يترتب عليها نفاذيتها للماء وتسرب الأملاح من الخلايا. كما تضار نباتات المواسم المعتدلة والباردة بطريقة مماثلة لدى تعرضها لصقيع أو لحرارة قريبة من الصفر المئوى لفترة طويلة.

ويتطلب تقييم تحمل النباتات للبرودة أن تتوفر وسيلة كمية لتقدير درجة التحمل لا تعتمد على وصف الأضرار المورفولوجية التى تحدثها البرودة؛ حيث يفضل تقدير درجة التحمل أو شدة الحساسية قبل ظهور أية أعراض يمكن مشاهدتها بالعين

المجردة؛ وبذا .. يمكن الإسراع فى عملية التقييم، مع تجنب احتمالات فقد الجيرمبلازم أثناء الاختبار.

وتجرى اختبارات التقييم لتحمل الحرارة المنخفضة إما مباشرة بقياس معدل النمو النباتى فى المجال الحرارى المرغوب فيه، وإما بانتخاب سلالات خلايا Cell Lines من مزارع أنسجة تعرض لحرارة منخفضة، وإما بطرق غير مباشرة تسجل فيها قياسات ترتبط بقدرة النباتات على تحمل البرودة؛ مثل:

١- الضرر الذى يحدث للأغشية الخلوية لدى تعرضها للبرودة، والذى يتمثل فى زيادة نفاذيتها، وتسرب الأيونات منها - ومن الأنسجة النباتية بصورة عامة - بمعدلات عالية.

٢- التغيرات الكيميائية التى تحدث فى المواد الكربوهيدراتية، والأحماض الأمينية، والـ ATP.

٣- الزيادة فى الأحماض الدهنية غير المشبعة، خاصة فى حامض اللينولينك Linolenic Acid.

٤- التغيرات التى تحدث فى الكلوروفيل (عن Christiansen ١٩٧٩).

اختبارات القدرة على العقد فى الحرارة المنخفضة

تجرى اختبارات التقييم لقدرة الثمار على العقد فى الحرارة المنخفضة - عادة - من خلال أحد أربعة محاور:

١- قياس نسبة العقد الطبيعى فى ظروف الجو البارد، الذى تنخفض فيه الحرارة إلى مستوى لا يناسب عقد الثمار.

٢- قياس كمية أو حيوية حبوب اللقاح المنتجة فى الحرارة المنخفضة.

٣- إحداث العقد بحبوب اللقاح التى تتحمل الحرارة المنخفضة بإنتاجها فى حرارة منخفضة، ثم استخدامها فى تلقيح أزهار النباتات المرغوب فيها فى حرارة منخفضة، أو معتدلة.

وتعتمد هذه الطريقة على حقيقتين؛ هما:

أ- لا تضار - عادة - أعضاء التأنيث فى الأزهار عند تعرضها للحرارة المنخفضة بنفس القدر الذى تُضار به أعضاء التذكير.

ب- نجد - حسب قانون هاردى/فينبرج - أن حبوب اللقاح تُنتج بالنسبة العالية q، مقارنة بالنسبة المنخفضة لتواجد النباتات المنتجة لها q^2 .. فلو كانت q = ٠,١ فإن q^2 = ٠,٠١.

٤- قياس قدرة الثمار على العقد البكرى فى ظروف الحرارة المنخفضة غير المناسبة للعقد الطبيعى.

القياسات المستخدمة فى تقدير مدى تحمل البرودة

إن من أهم المكونات التى يُقاس بها مدى تحمل النباتات للبرودة، ما يلى:

١- درجة عدم تشبع دهون الأغشية البلازمية:

كلما ازدادت درجة عدم التشبع كلما انخفضت الحرارة التى تحدث عندها التحولات فى الغشاء البلازمى وقلت الأضرار بالغشاء، وهى تقدر بدرجة التسرب الأيونى. وقد استخدم اختبار التسرب الأيونى فى عديد من اختبارات تحمل البرودة فى أنواع نباتية مختلفة.

هذا إلاّ أن اختبار التسرب الأيونى من الجدر الثمرية الخارجية pericarp لثمار الطماطم لم يكن دليلاً يمكن الاعتماد عليه لقياس مدى تحمل البرودة (٣°م) والأضرار التى تحدث بالأغشية البروتوبلازمية، وذلك عند مقارنة ثلاثة أصناف حساسة (هى: UC 82، و H722، و H9023) بالصنفين المتحملين Trend، و Vedette. فعلى الرغم من زيادة التسرب فى الأصناف الحساسة عما فى الصنفين المتحملين؛ الأمر الذى يرتبط بظهور أضرار البرودة بعد نقل الثمار لحرارة الغرفة (٢٠°م)؛ فإن ذلك الارتباط انهار بعد نقل الثمار لحرارة الغرفة. فبينما ازداد التسرب الأيونى جوهريًا فى ٢٠°م فى الثمار المضارة قليلاً، فإنه انخفض كثيرًا فى الثمار المضارة بشدة (Coté وآخرون ١٩٩٣).

٢- ضعف حساسية البناء الضوئى لشدّ البرودة:

يرجع ذلك - جزئيًا - لتحمل إنزيمات معينة للبرودة، وتُقدر بقياس مدى فلورة الكلوروفيل عند ٦٨٥ نانوميتر.

يُعتقد بأن تقدير معدل البناء الضوئى بعد التعرض لشدٍ البرودة يعد وسيلة فعالة للتقييم لتحمل البرودة فى الخيار (Oaki وآخرون ١٩٨٩).

وبينما انخفضت نسبة فلورة الكلوروفيل: F685/F730 فى صنف الفاصوليا الحساس للحرارة المنخفضة Mondragone بانخفاض الحرارة حتى ٤°م، فإن هذه النسبة ازدادت قليلاً فى صنف البسلة Shuttle المتحمل للحرارة المنخفضة. ويعنى ذلك أن تلك النسبة قد يمكن استخدامها فى التقييم لتحمل الحرارة المنخفضة فى الضوء (DiPaola وآخرون ١٩٩٥).

٣- الـ plastochron:

وهى الفترة التى تمر بين الوصول إلى مراحل نمو متماثلة للأوراق المتتالية، وقد اقترحت للطماطم.

٤- تراكم الكلوروفيل تحت ظروف شدٌ البرودة:

إن تراكم الكلوروفيل يتوقف بفعل توقف تطور تكوين أغشية الـ thylakoids، أو بسبب حدوث عدم توازن فى مسار الـ pyrophyrin. هذا .. ويقل تأثر تراكم الكلوروفيل بالحرارة المنخفضة فى التراكيب الوراثية المتحملة للبرودة مقارنة بتأثر التراكيب الوراثية الحساسة.

٥- قدرة البذور على الإنبات.

٦- قدرة الثمار والبذور على العقد.

٧- خصوبة حبوب اللقاح (Singh ١٩٩٣).

جهود التربية لتحمل الحرارة المنخفضة

نستعرض – فيما يلى – الجهود التى أجريت فى مجال التربية لتحمل الحرارة المنخفضة – فى عدد من المحاصيل الزراعية – سواء ما يتعلق منها بطرق التقييم المستخدمة، أم بالأساس الفسيولوجى للصفة، أم بمصادرها، أم بوراثتها. ونقدم هذا العرض فى المجالات الثلاثة لهذا الموضوع؛ وهى: إنبات البذور، ونمو النباتات، وعقد الثمار.

تربية الطماطم

تحسين إنبات البذور

ترجع أهمية التربية لتحسين إنبات البذور فى درجات الحرارة المنخفضة إلى أن ذلك يساعد على ما يلى:

١– إمكانية الزراعة مبكرًا فى شهر يناير، دونما حاجة إلى تدفئة المشاتل لتشجيع الإنبات.

٢– تجانس الإنبات؛ ومن ثم .. تجانس النضج فى حقول الحصاد الآلى التى تزرع بالبذور مباشرة؛ الأمر الذى يزيد من كفاءة عملية الحصاد (عن De Vos وآخرين ١٩٨١).

ونتناول الموضوع – فيما يلى – من حيث التباينات فى الصفة، ووراثتها، وطبيعتها.

التباينات الوراثية فى قدرة البذور على الإنبات فى درجات الحرارة المنخفضة

قام Soctt & Jones (١٩٨٢) بمقارنة ١٨ سلالة تنمو بريًّا فى الجبال على ارتفاعات كبيرة – حيث تكون الحرارة منخفضة – وتمثل خمسة أنواع من الجنس *Lycopersicon*، مع ١٩ سلالة من الطماطم تتميز بقدرة بذورها على الإنبات فى درجات الحرارة المنخفضة وتوصل الباحثان إلى النتائج التالية:

١– أظهرت سلالة الطماطم P.I.120256 (وهى أهم سلالات الطماطم المعروفة بقدرتها على الإنبات فى درجات الحرارة المنخفضة) أعلى قدرة على الإنبات فى الحرارة المنخفضة، مقارنة بجميع سلالات الطماطم الأخرى؛ حيث أنبتت ٣٠٪ من بذورها

خلال ١٢ يومًا على حرارة ١٠°م؛ وتساوت فى ذلك مع السلالة P.I.126435 من النوع البرى *L. peruvianum*.

٢- أنبتت بذور السلالة LA 460 من النوع البرى *L. chilense* بنسبة ١٠٠٪ خلال ١٢ يومًا على حرارة ١٠°م، علمًا بأن صفات ثمارها ليست أسوأ حالاً من أكثر سلالات الطماطم قدرة على الإنبات فى الحرارة المنخفضة التى تبرز من ثمارها خطوط خضراء متعرجة. ويبين جدول (٣-١) مقارنة بين السلالتين فى القدرة على الإنبات فى درجات الحرارة المنخفضة، كما تميزت السلالة البرية بأن نموها الجذرى كان أطول كثيرًا من سلالة الطماطم خلال أيام قليلة من بدء الإنبات.

جدول (٣-١): مقارنة بين السلالتين **P.I.120256** *L. esculentum*، و **LA460** *L. chilense* من حيث قدرة بذورهما على الإنبات فى درجات الحرارة المنخفضة.

معاملة الإنبات	النسبة المئوية للإنبات فى السلالة	
	P.I.120256	**LA 460**
١٠°م لمدة ١٤ يومًا	٤٠	١٠٠
٩°م لمدة ١٤ يومًا	قليل جدًا	٩٩
٨°م لمدة ١٤ يومًا	صفر	٤٠
٨°م لمدة ٢٠ يومًا	صفر	١٠٠

٣- أظهرت السلالات البرية التالية قدرة على الإنبات فى درجات الحرارة المنخفضة:

L. peruvianum P.I.127831, LA 1474 & P.I.127832.

L. hirsutum P.I.127826 & LA 386.

كما اختبر Michalska (١٩٨٥) ٣٥ سلالة من النوع *L. esculentum*، وواحدة من *L. pmpinellifoium*، و ٩ من *L. hirsutum*، وواحدة من *L. glandulosum* للقدرة على الإنبات فى حرارة ٥°م، ووجد أن خمسًا منها قادرة على الإنبات فى هذه الظروف؛ وهى:

L. esculentum P.I.341985, P.I.341994 & P.I.341988

L. hirsutum P.I.127827 & LA 386.

وراثة قدرة البذور على الإنبات فى درجات الحرارة المنخفضة:

أجريت عدة دراسات على وراثة صفة القدرة على الإنبات فى درجات الحرارة المنخفضة، تبين منها أن هذه الصفة متنحية، وذات درجة توريث مرتفعة، ويتحكم فيها من ١–٣ أزواج من الجينات. فقد وجد أن الصفة يتحكم فيها جين واحد فى سلالة الطماطم P.I.341984، وثلاثة أزواج على الأقل فى سلالة الطماطم P.I.341985، كما وجد Cannon وآخرون (١٩٧٣) أن قدرة سلالة الطماطم P.I.341988 على الإنبات فى حرارة ١٠°م يتحكم فيها جين واحد متنح. وأظهرت دراسات Ng & Tigchelaar (١٩٧٣) أن هذه الصفة يتحكم فيها ٣–٥ أزواج من العوامل الوراثية المتنحية، وأن درجة توريثها تقدر بنحو ٩٧٪ على النطاق العريض، و ٦٦٪ على النطاق الضيق.

كذلك تبين من دراسات De Vos وآخرين (١٩٨١) على ٧ سلالات وأصناف من الطماطم تتباين فى قدراتها على الإنبات فى حرارة ١٠°م — وهى P.I.120256، و P.I.341985، و P.I.341988، و P.I.280597، و Kanatto، و Nova، و Early Red Rock — أن هذه الصفة متنحية جزئيًّا، ويكون فيها التأثير الأمى والتأثير الإضافى جوهريين، بينما يكون التفاعل غير الآليلى قليل الأهمية. وقدرت الدراسة درجة توريث الصفة بنحو ٨٥٪ على النطاق العريض و ٦٩٪ على النطاق الضيق.

وأخيرًا .. أظهرت دراسات Michalska (١٩٨٥) أن صفة قدرة بذور سلالة الطماطم P.I.341985 على الإنبات فى حرارة ٥°م يتحكم فيها جين واحد ذو سيادة غير تامة، مع احتمال وجود بعض الجينات المحورة.

طبيعة القدرة على الإنبات فى درجات الحرارة المنخفضة

لا ترجع القدرة على الإنبات فى درجة الحرارة المنخفضة إلى قدرة خاصة للنمو فى هذه الظروف؛ فبمقارنة سلالة الطماطم P.I.341985 القادرة على الإنبات فى ١٠°م بالصنف سنتنيال Centennial الذى لا تتوفر به هذه الصفة، وعدد من سلالات الجيل الرابع — للتلقيح بينهما — التى تختلف فى هذه الخاصية .. كانت جميعها متشابهة فى معدل نمو الجذير عند هذه الدرجة.

وقد أدى نقع البذور فى محلول لنترات البوتاسيوم وفوسفات أحادى البوتاسيوم، بنسبة ١,٨٪ لكل منهما، لمدة ١–٨ أيام إلى تحسين الإنبات فى كل من السلالة P.I.341985، والصنف سنتنيال على حرارة ١٠°م، إلاّ أن التحسن فى إنبات الصنف لم يصل إلى مستوى الإنبات فى السلالة؛ أى إن التأثير البيئى لم يرقَ إلى مستوى التأثير الوراثى.

ويبدو أن عدم القدرة على الإنبات فى حرارة ١٠°م يرجع – جزئيًّا – إلى أن البرودة تحفز البذرة على تكوين مواد مانعة للإنبات. وقد أدت إضافة الكربون المنشّط activated carbon إلى بيئة إنبات البذور إلى تحسين الإنبات فى حرارة ١٠°م بالنسبة للسلالات غير القادرة – أصلاً – على الإنبات فى تلك الدرجة، بينما لم يكن لهذه المعاملة أى تأثير على السلالات القادرة على الإنبات فى حرارة ١٠°م (Maluf & Tigchelaar ١٩٨٢).

وقد وجد أن الماء الذى تنقع فيه بذور سلالة الطماطم P.I.341984 (وهى سلالة قادرة على الإنبات فى درجات الحرارة المنخفضة) يحفز إنبات بذور نفس السلالة والسلالات الأخرى الحساسة للبرودة، بينما كان الماء الذى نقعت فيه بذور الصنف رد روك Red Rock (الحساس للبرودة) مثبطًا لإنبات بذور نفس الصنف والسلالة المقاومة للبرودة فى درجات الحرارة المنخفضة (Abdul-Baki & Stoner ١٩٧٨).

ويذكر أنه قد تحدث تغيرات فى الأغشية الخلوية للأصناف الحساسة للبرودة لدى تعرضها لدرجات حرارة منخفضة. كما وجد Maluf & Tigchelaar (١٩٨٠) أن القدرة على الإنبات فى حرارة ١٠°م فى سلالة الطماطم P.I.341985 ترتبط بزيادة فى نشاط إنزيم بيروكسيديز Peroxidase خلال الأيام العشرة الأولى للإنبات عند هذه الدرجة.

وفى دراسة أخرى أجريت على عدد من السلالات ذات الأصول الوراثية المتشابهة isogenic lines – التى تتفاوت فقط فى قدرتها على الإنبات فى حرارة ١٠°م – قارن Maluf & Tigchelaar (١٩٨٢) محتوى بذور هذه السلالات من الأحماض الدهنية،

ووجد الباحثان أن قدرة البذور على الإنبات فى حرارة ١٠°م ترتبط سلبيًّا بمحتواها من حامض الأوليك Oleic acid (معامل الارتباط r = ٠,٨١ وجوهرى جدًّا)، وإيجابيًّا بمحتواها من حامض اللينوليك Linoleic acid (معامل الارتباط r = ٠,٧١ وجوهرى جدًّا). ولم يتأثر محتوى البذور من الأحماض الدهنية بفترة الحضانة على ١٠°م؛ كما تشابه محتوى الأحماض الدهنية فى البذور كلها مع محتوى الأحماض الدهنية فى الأغشية الخلوية.

وقد لاحظ الباحثان أن نسبة الزيادة فى حامض اللينوليك فى السلالات القادرة على الإنبات فى حرارة ١٠°م كانت مماثلة لنسبة النقص فى حامض الأوليك (معامل الارتباط r لنسبة الحامضين = ٠,٧٩ وجوهرى جدًّا). واقترح الباحثان أن الجينات المسئولة عن قدرة البذور على الإنبات — فى درجات الحرارة المنخفضة — تؤدى إلى زيادة حالة عدم تشبع حامض الأوليك إلى حامض اللينوليك أثناء تكوين البذور.

ويستدل من دراسة أجريت على سلالة طماطم قادرة على الإنبات فى الحرارة المنخفضة (١٢°م) هى P.I.341988، وصنف حساس للبرودة هو UC82B أن المانع الرئيسى لإنبات البذور — فى التراكيب الوراثية الحساسة — فى الحرارة المنخفضة هو طبقة الإندوسبرم، كما أظهرت السلالة المتحملة معدلاً أعلى لتنفس البذور عما حدث فى بذور UC82B؛ بما يعنى زيادة نشاطها الأيضى فى ظروف الحرارة المنخفضة (Leviatov وآخرون ١٩٩٣).

نمو النباتات

من الوسائل الكمية التى استخدمت فى تقييم مقاومة نباتات الطماطم للبرودة قياس مدى استشعاع الكلوروفيل Chlorophyl Fluorescence؛ نظرًا لما تحدثه البرودة من تأثيرات فى المحتوى الكلوروفيللى فى السلالات الحساسة (Kamps وآخرون ١٩٨٧). وقد استخدم هذا الاختبار بواسطة Walker وآخرين (١٩٩٠) فى تقييم تحمل البرودة فى الطماطم والأنواع البرية القريبة منها؛ حيث وجدوا أن نسبة الاستشعاع المبدئية (F_o) إلى الاستشعاع المقدر بعد

التعرض لعاملة الحرارة المنخفضة (F_p) تزيد بزيادة الحساسية للبرودة (كما فى الصنفين H2653، و H722)، بينما تبقى النسبة منخفضة فى التراكيب الوراثية التى تتحمل البرودة (كما فى النوع البرى *Solanum lycopersicoides* والجيل الأول بينه وبين صنف الطماطم صب أركتك ماكسى Sub-Arctic Maxie، الذى لم تظهر به سوى أضرار قليلة من جراء التعرض لعاملة البرودة). وتمشيًا مع تلك النتائج .. تباينت نسبة F_o إلى F_p فى ٢٥ سلالة من الجيل الثانى للتلقيح الرجعى الثانى (إلى السلالة H722) للهجين *L. hirsutum* x H722؛ حيث تراوحت النسبة بين مداها فى الأبوين (البرى والمزروع)؛ مما يدل على أن بعض هذه السلالات اكتسبت بعض القدرة على تحمل البرودة من النوع *L. hirsutum*.

وفى مجال التقييم لتحمل البرودة .. اختبر Wolf وآخرون (١٩٨٦) خمس سلالات من ثلاثة أنواع برية، مقارنة بسلالة الطماطم السريعة الإنبات فى الحرارة المنخفضة P.I.341988، والصنف الحساس للبرودة UC82. كانت السلالات المختبرة قد وجدت نامية – فى مواطنها الأصلية – على ارتفاعات تزيد على ٣٠٠٠ متر؛ ولذا .. افترض تحملها للبرودة؛ بسبب طبيعة الجو السائد فى هذه الارتفاعات؛ وهى كما يلى:

L. hirsutum LA 1363 & LA 1777

L. chilense LA 1969 & LA 1971

Solanum lycopersicoides LA 1964

وقد استخدم الباحثون فى دراستهم عدة اختبارات، وكانت النتائج كما يلى:

١– أنبتت بذور سلالة الطماطم P.I.341988 أسرع من الصنف UC82 وسلالات الأنواع البرية فى حرارة أعلى من ١٠°م، وتوقف إنباتها تقريبًا فى حرارة ١٠°م، بينما استمرت السلالات البرية فى الإنبات ببطء على حرارة أقل من ١٠°م.

٢– زاد معدل النمو فى سلالات الأنواع البرية عما فى الصنف UC82 عندما خفضت درجة الحرارة من ٢٤/١٨°م (نهار/ليل) إلى ١٢/٦°م (نهار/ليل).

٣– أدى تعريض الأوراق لحرارة ١°م إلى انخفاض استشعاع الكلوروفيل، ولكن النقص كان أكبر فى الصنف الحساس للبرودة UC82، مقارنة بالأنواع البرية.

هذا .. ويمكن الاعتماد على صفة القدرة على النمو فى درجة الحرارة المنخفضة؛ كأساس لتقييم تحمل البرودة. ويمكن — فى هذا الاختبار — اتخاذ الفترة الزمنية — التى تمر بين تكوين ورقتين متتاليتين — دليلاً على مدى تأثر النمو النباتى بالبرودة.

وقد تمكن Patterson & Payne (١٩٨٣) من انتخاب نباتات — من التهجين الرجعى الثانى للطماطم — مماثلة فى مقاومتها للبرودة لسلالة النوع *L. hirsutum* التى استخدمت فى التلقيح الأصلى. واعتمد الباحثان فى ذلك الاختبار على مدى قدرة النباتات على تكوين الأوراق الحقيقية الأولى عند تعرضها يوميًّا لحرارة ١°م ليلاً (لمدة ١٦ ساعة)، و ٢٠°م نهارًا (لمدة ٨ ساعات). وقد كان نسل النباتات المنتخبة قريبًا من السلالة البرية أو مماثلاً لها فى صفة القدرة على تحمل البرودة؛ وهو ما يعنى إمكان استخدام حرارة الليل المنخفضة كوسيلة غير قاتلة لاختبار مدى مقاومة النباتات للبرودة خاصة أن صفة القدرة على تحمل البرودة قد تطورت فى مثل هذه السلالات البرية أثناء نموها فى ظروف يسود فيها الجو البارد ليلاً والمعتدل نهارًا.

ومن جهة أخرى .. فقد تبين من دراسات Maisonneuve وآخرين (١٩٨٦) أن الانتخاب للقدرة على تحمل البرودة (١٥°م نهارًا/٨°م ليلاً) لم يكن فعالاً عندما أجرى على أساس اختبار مدى تحمل حبوب اللقاح لهذه الظروف.

هذا .. ويبدو واضحًا من الدراسات التى أجريت على السلالات البرية التى تنمو طبيعيًّا على ارتفاعات كبيرة فى جبال الإنديز أن ميكانيكية مقاومتها للبرودة تعتمد على أمرين، هما:

١– بطء تحلل الكلوروفيل فيها عند تعرضها لظروف الليل البارد.

٢– سرعة تعويض الكلوروفيل المفقود منها ليلاً بمجرد تعرضها لضوء النهار.

كما يبدو أن تأقلم هذه النباتات على الحرارة المنخفضة يتمشى مع النظام الحرارى السائد فى مناطق انتشارها التى تنخفض فيها الحرارة ليلاً إلى الصفر المئوى، بينما ترتفع نهارًا إلى ٢٠°م؛ وعليه .. فإن أفضل وسيلة لانتخاب نباتات تتحمل البرودة هى تعريض النباتات لظروف مماثلة، وليس لدرجة حرارة منخفضة ثابتة (Patterson ١٩٨٨).

وقد وجد أن نمو واكتمال تكوين ومساحة الورقة الخامسة من القمة النامية في الطماطم — في ظروف الحرارة المنخفضة (١٢°م) — يمكن اعتبارها دليلاً جيدًا على إمكان نمو الطماطم خضريًا في الحرارة المنخفضة (Hoek وآخرون ١٩٩٣).

ويُعد صنف الطماطم Siberia من الأصناف المتحملة للبرودة (عن Giroux & Fillion ١٩٩٢).

أما عن مصادر القدرة على تحمل البرودة في الجنس *Lycopersicon* .. فقد وجدت — أساسًا — في بعض سلالات النوع البرى *L. hirsutum*. وخاصة تلك التي وجدت نامية على ارتفاعات شاهقة في مواطنها الأصلية. فمثلاً .. أوضحت دراسات Zamir وآخرون (١٩٨١) أن السلالة LA 1777 للنوع *L. hirsutum* — وهي التي تنمو على ارتفاع ٣٢٠٠ متر على جبال الإنديز — ذات قدرة عالية على تحمل البرودة؛ وظهر ذلك في عدة صور كما يلي:

١- أنبتت بذورها في درجات الحرارة المنخفضة.

٢- أمكنها إكمال دورة حياتها في ظروف انخفضت فيها درجة الحرارة الصغرى — غالبًا — عن ٦°م.

٣- تكون فيها الكلوروفيل — أثناء تعرضها لدرجة الحرارة المنخفضة — بصورة أفضل مما في السلالات الأخرى.

٤- كانت حركة السيتوبلازم الدورانية فيها — أثناء تعرضها للحرارة المنخفضة — أسرع مما في السلالات الأخرى.

٥- بينما يتغير لون نباتات الطماطم العادية إلى اللون الأسود — إذا عرضت النباتات للظلام لمدة ٢٤ ساعة في حرارة ١٠°م — فإن نباتات هذه السلالة لم تتأثر بهذه الصورة. وقد نمت بصورة جيدة في نظام حرارى ١٢/٥°م (نهار/ليل).

كذلك تتوفر صفة تحمل البرودة في السلالة LA 1363 من *L. hirsutum*، والسلالة LA 1969 من *L. chilense*، وكلتاهما وجدت نامية على ارتفاع نحو ٣٠٠٠ متر في جبال الإنديز، ونمت — بشكل جيد — في ظروف حرارية ٢٠/صفر°م (نهار ٨ ساعات/ليل ١٦ ساعة)، بينما لم تكون الطماطم أوراقًا حقيقية تحت هذه الظروف.

وأمكن باختبار ٢٧٠ سلالة وهجين من الطماطم و ٤٠ سلالة من الأنواع البرية لجنس الطماطم انتخاب ٧ سلالات طماطم و ١١ سلالة برية كانت قادرة على إكمال نموها في حرارة تربة منخفضة، كانت منها السلالة 80xHRM19؛ التي أمكن باستخدامها كأصل تبكير الزراعة بنحو ٥٠ يومًا في الربيع قبل حلول الجو الدافئ، ومن ثم الحصاد مبكرًا (Meissner & Mandel – ٢٠١٠ – الإنترنت).

وفي سلسلة من البحوث المنشورة – قدم لها Smeets & Hagenboom (١٩٨٥) – أجريت دراسة موسعة عن الاختلافات بين أصناف الطماطم في الصفات الفسيولوجية ومدى إمكانية الاستفادة من هذه الصفات أو بعضها في التربية للقدرة على النمو والعقد والإثمار الجيد في ظروف الحرارة المنخفضة؛ بهدف تربية أصناف جديدة تصلح للزراعة في هذه الظروف. ويذكر الباحثان – استنادًا إلى دراسات أخرى سابقة – أن خفض حرارة البيوت المحمية بمقدار درجة أو درجتين أو ثلاث أو أربع أو خمس درجات مئوية يوفر في تكاليف التدفئة – تحت ظروف هولندا – بمقدار ٨٪، و ١٢٪، و ١٥٪، و ٢٢٪، و ٢٧٪ على التوالي؛ وعليه بدأت الدراسة بتقييم ١٦ صنفًا من الطماطم للصفات التالية تحت ظروف الحرارة المنخفضة: معدل النمو النسبي Relative Growth Rate، والكفاءة التمثيلية Net Assinilation Rate، ونسبة المساحة الورقية Leaf Area Ratio، ووزن الأوراق الطازج Specific Leaf Weight، ونسبة وزن الأوراق Leaf Weight Ratio، وصافي البناء الضوئي Net Photosynthesis، والتنفس الظلامي Dark Respiration، ومقاومة الثغور Stomatal Resitance، ومحتوى النبات من كل من السكريات، والنشا، والنترات، والنيتروجين المختزل، والفوسفور، والبرولين.

وتلا ذلك دراسة وراثة هذه الصفات – تحت ظروف الحرارة المنخفضة – باختبار تلقيحات دايلل Diallel Crosses بين الستة عشر صنفًا. وكان من نتائج هذه الدراسة أن وجدت اختلافات واضحة بين الأصناف – تحت ظروف الحرارة المنخفضة ليلاً والإضاءة الضعيفة نهارًا – في كل من صافي البناء الضوئي، والتنفس الظلامي (Van de Dijk &

Maris ١٩٨٥)، ومقاومة الثغور، ووزن الأوراق الطازج؛ حيث بدا أن الأصناف ذات الوزن الورقى الأقل كانت أكثر تأقلمًا (Van de Dijk ١٩٨٧).

وعن وراثة القدرة على تحمل البرودة .. وجد Kamps وآخرون (١٩٨٧) — من دراستهم على الهجين الجنسى بين صنف الطماطم صب أركتك ماكسى، والنوع *S. lycopersicoides* أن تلك الصفة سائدة، وليست سيتوبلازمية.

عقد الثمار

كانت بداية التقييم على العقد فى درجات الحرارة المنخفضة فى الأصناف التجارية، ثم انتقلت بعد ذلك إلى سلالات الطماطم غير المحسنة، ثم إلى الأنواع البرية القريبة. ونذكر — فيما يلى — جانبًا من الجهود التى بذلت فى هذا المجال.

قُيم Curme (١٩٦٢) عددًا من أصناف الطماطم فى نظام حرارى ٢٣/٧°م (نهار/ليل). ووجد اختلافات كبيرة فيما بينها؛ حيث تراوحت نسبة العقد فيها — تحت هذه الظروف — من ٢٪ إلى ٦٠٪. وذكر Minges (١٩٧٢) القدرة على العقد فى الحرارة المنخفضة ضمن الأصناف: إيرلى نورث Earlinorth، ورد كوشن Red Cushion، ووسكنس تشيف Wisconsin Chief. وفى الهند .. أجرى Nandpuri وآخرون (١٩٧٥) اختبارًا تحت الظروف الطبيعية اشتمل على ٢٤ صنفًا، ووجدوا أن أكثر الأصناف قدرة على العقد فى الجو البارد هى: كولد ست Cold Set، وأفلانش Avalanche، وإلاليهين Illalihin.

وفى كندا .. أجرى Kemp (١٩٦٨) تقييمًا شمل ١٩ صنفًا وسلالة من الطماطم، ووجد أن أكثرها قدرة على الإنبات والنمو والإزهار والعقد فى الحرارة المنخفضة هى الأصناف: كولد ست، وإيرلى نورث، وبونيتا، وأززربدزفسكى Azrbidzivsky، والسلالتان: P.I.205040، و P.I.280597. كما ذكر Smith & Millett (١٩٦٨) أن السلالة الأخيرة (P.I.280597) تنتج حبوب لقاح بوفرة فى حرارة ١٠°م، وتعقد بصورة جيدة فى نظام حرارى ٢٠/٧°م (نهار/ليل).

وفى Montfavet بجنوبى فرنسا .. اختبر Maisonneuve & Philouze (١٩٨٢) ٣١ صنفًا

وهجينًا من الطماطم للقدرة على إنتاج حبوب لقاح بوفرة تحت ظروف صوبات غير مدفأة شتاء، وصلت فيها درجة الحرارة إلى أقل من ١٠ْم لعد أسابيع، بينما كانت نباتات المقارنة نامية فى صوبة مدفأة. وقد درس الباحثان إنتاج حبوب اللقاح (بالوزن لكل زهرة) وحيويتها (معبرًا عنها بنسبة حبوب اللقاح التى تصبغ بالأسيتوكارمن acetocarmine). وقد وجدا توافقًا عاليًا بين ترتيب الأصناف حسب قدرتها على العقد وبين حيوية حبوب اللقاح التى تنتجها، وكانت أقل الأصناف حساسية للحرارة المنخفضة هى: Espalier، و Precoce، و Apeca، و Apedice، و Montfavet 63-4، و Pinkdeal، و Montfavet 63-5، و Lucy، و Super Marmande. وقد تميزت هذه الأصناف بقدرتها — تحت ظروف البرودة — على إنتاج من ٢٠٪–٥٠٪ من حبوب اللقاح التى تنتجها — عادة — مع حيوية لا تقل عن ٧٠٪.

وفى مصر .. اختبر Radwan وآخرون (١٩٨٦) ٤٣ صنفًا وسلالة من الطماطم تحت ظروف الحرارة المنخفضة شتاء، ووجدوا أن أكثرها إنتاجية وقدرة على العقد السلالتان إف إم ٥٢٠٠٩ FM52009، ويوسى ٧٨ دبليو ٢٩ UC 78 W29، والصنف يوسى ٨٢ UC 82. وتتوفر القدرة على العقد فى الجو البارد فى الصنفين الكنديين صب أركتك ماكسى Sub-Arctic Maxi (Harris ١٩٧٥أ)، وصب أركتك شيرى Sub-Arctic Cherry (Harris ١٩٧٥ب).

وفى إطار البحث عن مصادر للقدرة على العقد فى درجات حرارة أكثر انخفاضًا .. اتجه الباحثون إلى الأنواع البرية. فقام Patterson وآخرون (١٩٧٨) بدراسة القدرة على النمو والعقد فى درجات الحرارة المنخفضة فى عدد من سلالات النوع *L. hirsutum* التى تنمو — بريًّا — على ارتفاعات مختلفة من سطح البحر فى بيرو وإكوادور، ووجدوا أن أكثرها قدرة على تحمل البرودة السلالات التى جمعت من على ارتفاعات عالية من بيرو.

ويذكر Zamir وآخرون (١٩٨١) أن السلالة LA 1777 من النوع *L. hirsutum* تعد من أفضل مصادر القدرة على تحمل الحرارة المنخفضة؛ فهى تنمو وتعقد ثمارها بصورة طبيعية فى الجو البارد، وتنبت حبوب لقاحها بنسبة ١٠٠٪ فى خلال خمسة أيام على حرارة ٥ْم. وتنمو هذه السلالة فى بيئتها الأصلية فى بيرو على ارتفاع ٣٢٠٠ متر فى جبال

الإنديز. كذلك وجدت خاصية القدرة على إنتاج حبوب اللقاح، وإنباتها، وعقد الثمار فى الحرارة المنخفضة فى ثلاث سلالات أخرى من *L. hirsutum* هى: LA 1393، و LA 1363، و LA 1366؛ وجميعها تنمو طبيعيًّا على ارتفاعات كبيرة (عن Patterson ١٩٨٨).

وقد تمكن R. Jones ومعاونوه (Zamir وآخرون ١٩٨١) من إدخال صفة القدرة على العقد الجيد فى الحرارة المنخفضة من السلالة LA 1777 (من النوع البرى *L. hirsutum*) إلى الطماطم باتباع طريقة انتخاب الجاميطات Gamete Selection. وتعتمد الطريقة — ببساطة — على إجراء التلقيحات الرجعية الذاتية فى برنامج التربية فى درجات حرارة منخفضة؛ حيث لا تنبت وتشارك فى عملية الإخصاب سوى حبوب اللقاح التى تحمل جينات القدرة على إحداث العقد فى هذه الظروف؛ ولذا فهى توفر كثيرًا من الوقت والجهد؛ فلو فرض وكانت الصفة التى يُراد نقلها يتحكم فيها ١٢ جينًا .. فإن عدد الجاميطات المختلفة وراثيًّا التى يمكن — حينئذٍ — إنتاجها فى الجيل الأول يكون $٢^{ن}$ = $٢^{١٢}$ = ٤٠٩٦ جاميطة.

ومثل هذا العدد من حبوب اللقاح يمكن وضعه على ميسم زهرة واحدة؛ حيث لا تنبت منها — فى الحرارة المنخفضة — سوى التى تحمل الجينات المرغوبة فقط، وهى التى تخصب البيضات. أما إن لم تتبع طريقة انتخاب الجاميطات .. فإنه تلزم — فى هذه الحالة — زراعة كل نباتات الجيل الثانى المختلفة وراثيًّا، وعددها $٤^{ن}$ = $٤^{١٢}$ = ١٦٧٧٧٢١٦ نباتًا؛ ليمكن انتخاب التركيب الوراثى المرغوب منها، وهو ما يستلزم زراعة نحو ١٠٠ ألف فدان من الطماطم ليمكن التعرف على التركيب الوراثى المرغوب. وقد أوضح الباحثون أنه أمكن مضاعفة عدد الهجن المتحصل عليها من أى تلقيح فى حرارة ١٢/٦°م (ليل/نهار)؛ بخلط حبوب اللقاح المراد اختبارها مع حبوب لقاح سلالة عادية من الطماطم ليس لها القدرة على الإنبات فى هذه الظروف.

وقد وجد أن حبوب لقاح السلالة LA 1777 من *L. hirsutum* — التى تنمو على ارتفاع ٣٢٠٠م فى جبال الإنديز ببيرو — أكثر قدرة — بكثير — عن حبوب لقاح الطماطم فى إحداث الإخصاب فى الحرارة المنخفضة، كما كانت أكثر قدرة على الإنبات فى البيئة

الصناعية على ٥°م. ولما كانت أعداد التراكيب الوراثية الجاميطية التى ينتجها نبات خليط فى ن من العوامل الوراثية = ٢ⁿ، فقد جرت محاولة للانتخاب لصفة القدرة على العقد فى الحرارة المنخفضة عن طريق انتخاب الجاميطات؛ فتم جمع حبوب اللقاح من الهجين بين الطماطم وسلالة النوع *L. hirsutum* المشار إليها واستخدمت فى التلقيح فى الحرارة المنخفضة. ويُستدل من الدراسة أن الانتخاب الجاميطى لتحمل حبوب اللقاح الحرارة المنخفضة يعتمد — ولو جزئيًا — على جينات يُعبّر عنها فى حبوب اللقاح ذاتها (Zamir وآخرون ١٩٨٢).

هذا .. وتُعرف صفات كثيرة جدًا يكون فيها التحكم جاميطيًا، منها — على سبيل المثال — عدم التوافق الجاميطى، وقطر حبة اللقاح وتركيبها، ومعدل نمو الأنبوبة اللقاحية، وبروتينات معينة، وكذلك بعض الإنزيمات (عن Zamir وآخرين ١٩٨٢).

ولقد دُرِسَ تأثير الحرارة المنخفضة على خصوبة حبوب لقاح الطماطم لدى تعرض الأزهار لحرارة أقل من ١٠°م، وذلك فى عدد كبير من أصناف وسلالات الطماطم والأنواع البرية القريبة منها؛ لأجل التعرف على أكفأ وأسهل وسيلة للتقييم ترتبط بصفة عدد البذور فى الثمار الناضجة، وهى التى تتطلب الانتظار لحين نضج الثمار؛ ولأجل ذلك دُرست الصفات: عدد الأنابيب اللقاحية فى قاعدة قلم الزهرة (بعمل قطاع فى ذلك الجزء من القلم)، ودليل البذور فى الثمار العاقدة طبيعيًا (عدد البذور فى وحدة الوزن من الثمرة)، ونسبة حبوب اللقاح التى تصبغ بالأسيتوكارمن، ونسبة حبوب اللقاح التى تعطى تفاعل فلورى fluorochromatic reaction مع الـ fluoresciene diacetate، ونسبة حبوب اللقاح التى تنبت فى بيئة صناعية. ارتبطت جميع هذه الصفات إيجابيًا وجوهريًا مع بعضها البعض، وكان عدد حبوب اللقاح عند قاعدة القلم أكثرها ارتباطًا بعدد البذور. وتميز اختبارا الأسيتوكارمن وتفاعل الفلورة ببساطتهما وسرعة إجرائهما؛ بما يسمح باللجوء إليهما لأجل تقييم الأعداد الكبيرة من التراكيب الوراثية؛ بهدف تحديد تلك القادرة على إنتاج حبوب لقاح خصبة فى الحرارة المنخفضة. وبينما كان اختبار الأسيتوكارمن هو الأفضل، فإن كليهما لا يفيد فى تحديد التراكيب الوراثية ذات الخصوبة المنخفضة. أما

دليل البذور فى الثمار العاقدة طبيعيًا، وإنبات حبوب اللقاح فى البيئة الصناعية فلم يكونا فاعلين فى تعرف خصوبة حبوب اللقاح المنتجة فى ظروف الحرارة المنخفضة (Fernández-Munoz وآخرون ١٩٩٤).

وفى محاولة لإيجاد أيسر وأدق الطرق لتقييم تحمل الطماطم للقدرة على العقد فى الحرارة المنخفضة قام Fernández-Munoz وآخرون (١٩٩٤) بزراعة عدد كبير من أصناف وسلالات الطماطم المنزرعة والأنواع البرية القريبة منها فى ظروف حرارة منخفضة لا تزيد فيها الحرارة ليلاً عن ١٠°م، ثم قاموا بمقارنة عدد البذور بالثمرة تحت هذه الظروف مع كل من:

١- عدد الأنابيب اللقاحية عند قاعدة قلم الزهرة.

٢- دليل نسبة العقد الطبيعى.

٣- نسبة حبوب اللقاح التى تصبغ بالأسيتوكارمن acetocarmine.

٤- نسبة حبوب اللقاح التى تعطى تفاعل فلورة fluorochromatic reaction عند استعمال صبغة الـ fluoreseine diacetate.

٥- نسبة حبوب اللقاح التى أنبتت فى البيئة الصناعية.

ولقد أظهرت جميع هذه القياسات ارتباطًا إيجابيًا ومعنويًا بين بعضها البعض، إلاّ أن عدد الأنابيب اللقاحية عند قاعدة القلم كان أكثر الصفات ارتباطًا بعدد البذور فى الثمرة. ونظرًا لأن قياس عدد الأنابيب اللقاحية عند قاعدة القلم لا يقل إجهادًا فى أدائه عن حساب عدد البذور فى الثمرة (الذى يقتضى الانتظار لحين نضج الثمار)، فإنه يُناسب الحالات التى يقتصر التقييم فيها على عدد محدود من التراكيب الوراثية، مع الحصول على نتائج سريعة.

كذلك كانت طريقتا الصبغ بالأسيتوكارمن والفلورة بسيطتين وسريعتين بحيث يمكن استعمالهما فى تقييم عدد كبير من السلالات بيسر وسهولة، علمًا بأن طريقة الأسيتوكارمن كانت هى الأفضل.

أما طريقتا حساب دليل العقد الطبيعى ونسبة إنبات حبوب اللقاح فى البيئات الصناعية فإنهما لم يكونا فاعلتين فى تقدير خصوبة حبوب اللقاح المنتجة فى الحرارة المنخفضة.

وبالإضافة إلى ما تقدم .. فقد تمكن الباحثون من عزل إنزيمات متماثلة في نشاطها وتأثيرها — ولكنها مختلفة في شحنتها الكهربائية — ترتبط مباشرة بالقدرة على العقد في درجات الحرارة المنخفضة. ويمكن التعرف على هذه الإنزيمات بسهولة بطريقة الفصل الكهربائى electrophoresis، وهى التى تعرف باسم أيزوزيمات isozymes.

وقد كانت المجموعة الإنزيمية المرتبطة بصفة القدرة على العقد فى الجو البارد وهى الخاصة بإنزيم Phosphogluco isomerase (يكتب اختصارًا: Pgi)؛ حيث عزلت أيزوزيمات ترتبط بحالات الأصالة الوراثية والخلط الوراثى لهذه الصفة. ويستفاد من هذه الأيزوزيمات بزراعة بذور النباتات التى يُراد انتخاب المتميزة منها فى صفة القدرة على العقد فى الحرارة المنخفضة، ثم استعمال جزء صغير من النسيج الورقى لكل منها — وهى فى طور البادرة — فى اختبار الفصل الكهربائى لفصل أيزوزيمات الإنزيم Pgi التى توجد بها؛ وبذا .. يمكن التعرف على النباتات التى يمكنها العقد فى درجات الحرارة المنخفضة، وهى التى يسمح لها بالنمو بغرض الانتخاب للصفات البستانية المرغوبة، ثم بدء دورة جديدة من التلقيحات الرجعية.

أما عن وراثة صفة القدرة على العقد فى الحرارة المنخفضة .. فقد ذكر أنها صفة مندلية بسيطة متنحية؛ وذلك اعتمادًا على نتائج دراسة استخدم فيها الصنف المقاوم للبرودة إيرلى نورث، والصنف الحساس مارجلوب. هذا .. إلا أنه — تحت ظروف درجات الحرارة المنخفضة شتاء فى مصر (Ibrahim ١٩٨٤) — سلكت صفات نسبة العقد والمحصول المبكر والمحصول الكلى مسلك الصفات الكمية، مع سيادة جزئية لصفة القدرة على العقد فى هذه الظروف. وكانت درجات التوريث المقدرة لهذه الصفات منخفضة جدًّا؛ مما يدل على شدة تأثرها بالعوامل البيئية.

تربية الفاصوليا

قام Kooistra (١٩٧١) بتقييم عدد من أصناف الفاصوليا والأنواع الأخرى، ووجد أن أعلى قدرة على الإنبات فى الحرارة المنخفضة كانت فى صنف الفاصوليا Comtesse de Chambord، وفى النوعين *Phaseolus coccineus*، و *P. trilobus*.

وفى دراسة أخرى .. قيم Austin & MacLean (١٩٧٢) ٣٠٥ أصناف وسلالة من الفاصوليا، ووجد أن ٤٦ منها كانت ذات قدرة جيدة على الإنبات فى حرارة ثابتة مقدارها ١٢,٥ ْم. كما أمكن التعرف على سلالات من الفاصوليا قادرة على الإنبات فى حرارة ١٠ ْم، والنمو فى حرارة ٧-١٣ ْم، وسلالات أخرى يمكن لبذورها أن تبقى فى التربة الباردة دون أن تتعفن إلى أن ترتفع درجة الحرارة إلى المجال المناسب للإنبات (عن Morris ١٩٧١).

ولقد لخص Dickson & Petzoldt (١٩٨٧) أهم مصادر القدرة على الإنبات فى الفاصوليا — فى الحرارة المنخفضة — كما يلى:

أ- الصنفان Comptesse de Chambord، و Widuse: تنبت بذورهما جيدًا فى درجة حرارة ٩-٩,٥ ْم.

ب- السلالة BBL 92: تنبت بذورها فى حرارة ٨-٩ ْم على ورق الإنبات فقط، لكن إنباتها يكون رديئًا إذا تعرضت — تحت ظروف الحقل — لدرجة الحرارة المنخفضة فترة طويلة.

جـ- السلالتان NY 5-161، و NY 590: تنبت بذورهما جيدًا فى حرارة ٩,٥-١٠ ْم، وتنموان جيدًا فى درجات الحرارة المنخفضة.

كما يُذكَرُ (J. Amer. Soc. Hort. Sci. — مجلد رقم ١١١ لسنة ١٩٨٦) أن سلالة الفاصوليا P.I.165426-BS (من لمكسيك) تعد أفضل من معظم الأصناف التجارية؛ من حيث قدرة بذورها على الإنبات فى الأراضى الباردة الرطبة.

وقد أوضح Dickson (١٩٧١) أن قدرة بذور الفاصوليا على الإنبات — فى حرارة ١٠ ْم نهارًا، و ٨ ْم ليلاً — ترتبط غالبًا بصفة البذور الملونة، وهى التى كانت أقل تعرضًا للعفن فى التربة من البذور غير الملونة. كما وجد أن صفة القدرة على الإنبات فى الحرارة المنخفضة كمية، وقدرات درجة توريثها بنحو ٣٥٪.

كذلك بينت دراسات Dickson (١٩٨٠) أن نسبة الإنبات فى الحرارة المنخفضة فى

كل من البذور الملونة والبذور الصغيرة الحجم أفضل منها فى البذور البيضاء أو الكبيرة الحجم.

وأظهرت أصناف وسلالات الفاصوليا ذات البذور الرقيقة قدرة أكبر على الإنبات فى الحرارة المنخفضة (١٢ْم) عن التراكيب الوراثية ذات البذور السميكة (Hucl ١٩٩٣).

كما وجد Dickson & Petzoldt (١٩٨٧) أن صفة القدرة على تحمل الحرارة المنخفضة — فى مختلف مراحل النمو — فى الفاصوليا تورّث مستقلة، وقد تمكنا من انتخاب سلالات ذات قدرة على العقد الجيد فى حرارة ١٦ْم من التلقيح NY 590 x BBL 92.

هذا .. وتُعد ٢٣ْم هى الدرجة المثلى لنمو نباتات الفاصوليا مع مجال مناسب للنمو يتراوح بين ١٥، و ٢٧ْم، ومجال مناسب لعقد القرون يتراوح بين ١٥، و ٢٥ْم. وتعد ١٠ْم حرارة قريبة من الحدود الدنيا للنمو فى الفاصوليا.

وتتوفر أدلة على أن تحمل البرودة فى مراحل الإنبات وبزوغ البادرات ونموها يتحكم فيها نظام وراثى يختلف عن نظام تحمل البرودة أثناء مرحلة الإزهار وعقد القرون ونموها.

ولقد وجد أن حرارة ليل مقدراها ٨ أو ١٢ْم قللت إنبات حبوب اللقاح جوهريًّا على مياسم الأزهار — مقارنة بحرارة ١٨ْم. كذلك قللت حرارة الليل المنخفضة من عدد البذور بالقرن، مع حدوث أقل عقد للقرون عند انخفاض الحرارة ليلاً ونهارًا. وقد أُرجع هذا النقص إلى تلف البويضات، إذ إن حبوب اللقاح بدت طبيعية فى تلك الظروف. وفى دراسة أخرى حدث نقص فى خصوبة الجاميطات المؤنثة فى حرارة ١٣,٩ْم، مع توزع البويضات التى فقدت حيويتها على امتداد المبيض. ولوحظ كذلك حدوث تلف لمبادئ الأزهار فى حرارة ثابتة مقدارها ٧ْم. وبنمو الفاصوليا تحت ظروف متحكم فيها فى حرارة ١٦ْم نهارًا مع ٨ْم ليلاً أمكن تمييز الأصناف والسلالات المبكرة النضج فى الحرارة المنخفضة، وهى التى كانت متحملة للحرارة المنخفضة تحت ظروف الحقل (Rainey & Griffiths ٢٠٠٥).

تربية اللوبيا

أُحرز بعض التقدم فى تربية اللوبيا لتحمل الحرارة المنخفضة، وذُكر أن تلك الصفة يتحكم فيها نظام وراثى إضافى، ووجد أن تحمل البرودة أثناء إنبات البذور يرجع إلى وجود البروتين ديهيدرين dehydrin بالبذور، الذى يتحكم فيه جين واحد، وكذلك يتحدد التحمل بمدى تسرب الأيونات من البذرة؛ الأمر الذى يتأثر بمدى ثبات الأغشية الخلوية، علمًا بأن تسرب الأيونات صفة مستقلة — وراثيًّا — عن صفة تواجد الديهيدرين بالبذور.

هذا ويمكن تقييم سلالات اللوبيا لوجود الديهيدرين فيها باختبار الـ immunoblot باستعمال رقاقة من إحدى الفلقتين لا يضر أخذها بالبذرة وإنباتها. وبتلك الطريقة أمكن اكتشاف عدة سلالات من اللوبيا تحتوى بذورها على ذلك البروتين. وتجدر الإشارة إلى أن من بين ٦١ صنفًا أمريكيًّا طورت أصلا — للزراعة فى مناطق تحت استوائية — حيث يمكن أن تكون التربة فيها باردة وقت زراعة البذور — وجدت ثلاث سلالات تحتوى بذورها على الديهيدرين (Hall ٢٠٠٤).

هذا .. وتُعد الديهيدرينات dehydrins بروتينات نباتية تتواجد خلال فترات الشدِّ البيئى وتصاحب حالات العقد الرطوبى dehydration، أو انخفاض الحرارة خلال مرحلة نضج البذور. ولقد افترض من قبل أن ديهيدرين بوزن جزيئى حوالى ٣٥ كيلو دالتون وخصائص الأغشية البروتوبلازمية التى تقلل التسرب الأيونى من البذور هى التى تضفى صفة تحمل البرودة أثناء إنبات البذور فى اللوبيا، وأن الخاصيتين تعملان مستقلتان ومكملتان لبعضهما بعضًا. وعندما أجريت الاختبارات لدراسة تلك الفرضية ثبتت علاقة هذا البروتين بتحمل البرودة أثناء الإنبات، لكن تلك الخاصية كانت مستقلة عن خاصية التسرب الأيونى (Ismail وآخرون ١٩٩٩).

وتجدر الإشارة إلى أنه لا توجد — بالضرورة — فى المحاصيل البقولية علاقة بين تحمل النموات الخضرية للصقيع وتحمل المراحل التكاثرية (تكوين البراعم الزهرية والإزهار والتلقيح والعقد ونمو البذور والقرون) للبرودة (Maqbool وآخرون ٢٠١٠).

تربية الكنتالوب

أوضحت دراسة أجريت على صنف الكنتالوب الحساس للبرودة — عند إنبات البذور — Noy Yizr'el، والسلالة المتحملة للبرودة Persia 202 أنهما يختلفان فى إنبات بذورهما فى ظروف انخفاض تركيز الأكسجين، وأن Noy Yizr'el هو الأكثر حساسية لنقص الغاز، وارتبطت تلك الاختلافات باختلافات أخرى فى تركيب الغلاف البذرى، وكذلك فى حساسية الجنين لنقص الأكسجين. ولقد كانت المسافات بين الخلوية فى الطبقة الخارجية للغلاف البذرى أكثر وضوحًا فى الصنف المتحمل Persia 202، بينما كانت تلك الطبقة فى Noy Yizr'el محكمة الإغلاق تمامًا (Edelstein وآخرون ١٩٩٥).

تربية الخيار

توجد سلالات من الخيار تنبت بذورها بسرعة أكبر من غيرها فى درجات الحرارة المائلة إلى البرودة. ووجد Wehner (١٩٨٤) أن درجة توريث سرعة إنبات البذور فى حرارة ١٧°م تراوحت من ٠,٤٤–٠,٦١.

تربية الفلفل

تتباين أصناف الفلفل التابعة للنوع *Capsicum baccatum* var. *pendulum* فى سرعة إنبات بذورها فى درجات الحرارة المنخفضة، ووجد Randle & Honma (١٩٨٠) أن صفة الإنبات البطئ — تحت هذه الظروف — سائدة جزئيًا على الإنبات السريع، ويتحكم فيها جينات ذات تأثير إضافى مع تأثير سيادة.

ومن بين أصناف الفلفل التى يمكنها العقد فى الجو البارد نسبيًا كل من الصنفين Pennwonder، و Vinedale. وبالمقارنة .. يعتبر الصنفان Albig و Keystone Resistant Giant قادرين على العقد فى الحرارة العالية نسبيًا.

هذا .. ولم يُستَفَد – إلى الآن — من ظاهرة العقد البكرى فى الفلفل فى التغلب على ظاهرة سوء العقد فى الظروف البيئية القاسية برغم توفر هذه الظاهرة فى الفلفل. وقد اكتشفها Curtis & Scarchuk (١٩٤٨)، ووجدا أنها صفة بسيطة ومتنحية.

وقد أمكن الحصول على سلالات خلايا Cell Lines من الفلفل قادرة على تحمل درجات الحرارة المنخفضة بالانتخاب فى مزارع الأنسجة. ويتم الانتخاب للصفة على أساس قدرة الخلايا المفردة على البقاء والتكاثر بعد تعريض تجمعات الخلايا، أو أجزاء الكالوس لدرجات حرارة منخفضة.

وأوضحت الدراسات — التى أجريت على معدلات التنفس فى سلالات خلايا حساسة وأخرى تتحمل البرودة — وجود اختلافات بينها مماثلة لتلك التى توجد بين الأنواع النباتية التى تتفاوت فى حساسيتها للبرودة (عن Dix ١٩٨٠).

تربية الذرة السكرية

وجدت اختلافات فى تحمل الحرارة المنخفضة ١٤ °م نهارًا، و ١٠ °م ليلاً (معبرًا عنها بالقدرة على إنبات البذور، والنمو) بين عشائر مفتوحة التلقيح من الذرة السكرية، كما وجد ارتباط معنوى بين ترتيب تلك العشائر فى كل من الحرارة المنخفضة والظروف الدافئة (٢٤ ± ٢ °م)؛ مما يدل على أن بعض السلالات التى كان نموها جيدًا فى الحرارة المنخفضة كانت بذات النمو الجيد فى ظروف الجو الدافئ (Hotchkiss وآخرون ١٩٩٧).

تربية المانجو

تتوفر صفة القدرة على تحمل البرودة الخفيفة فى نحو ٣٠ صنفًا من المانجو؛ ومن بينها: الصنفين: لانجرا Langara، وقلب الثور Bullock's Heart، اللذان يتميزان بكبر حجم أشجارهما؛ الأمر الذى قد يوفر لهما درجة أكبر من الحماية من البرودة، ولكن تلك القاعدة لم تنطبق على الصنف الإندونيسى جدونج Gedong. ومن ناحية أخرى .. يعد الصنف ألفونسو Alfonso من أكثر الأصناف حساسية للبرودة (Knight ١٩٧١).

وبرغم عدم توفر صفة القدرة على تحمل البرودة الشديدة فى المانجو، إلاّ أن الأصناف

تختلف فى مدى تأثرها بالحرارة المنخفضة لفترة طويلة خلال مرحلة الإزهار، حيث يتأثر محصول المانجو بشدة – كمًا ونوعًا – وتظهر الحالة الفسيولوجية التى يطلق عليها – فى فلوريدا – كرة الجولف golf ball، أو الخلو من البذور seedlesness، أو الثمار غير المكتملة النمو nubbins.

وأكثر الأصناف تأثرًا بهذه الحالة الصنف هادن Haden الذى يعطى ثمارًا بكرية، ويكون عديم القيمة الاقتصادية فى مثل هذه الظروف (Knight ١٩٧١).

ولمزيد من التفاصيل عن الدراسات المبكرة فى مجال التربية لتحمل الحرارة المنخفضة – بصورة عامة – يراجع كل من: Li & Saki (١٩٧٨)، و Christiansen & Lewis (١٩٨٢)، و Marshall (١٩٨٢).

وراثة تحمل البرودة

إن وراثة تحمل البرودة فى النباتات تتباين كثيرًا من نوع نباتى لآخر ومن حالة لأخرى، كما يلى:

١– وجدت عوامل سيتوبلازمية تتحكم فى المقاومة للبرودة فى بعض الحالات، إلاّ أن معظم الدراسات أوضحت أن تلك العوامل دورها ثانوى فى آلية التحمل.

٢– وجدت جينات تكسب النباتات مستويات مختلفة من تحمل البرودة تتباين فيما بين الأنواع وكذلك داخل النوع، وهى الجينات التى استفاد منها مربو النباتات فى جهود التربية.

٣– على الرغم من وجود أمثلة على الفعل الجينى غير الإضافى، فإن تحمل البرودة غالبًا ما يتحكم فيه جينات ذات تأثير إضافى. ومن أبرز الاستثناءات لجينات تحمل البرودة ذات التأثير الإضافى جين (أو جينات) تحمل البرودة السائدة فى القمح التى ترتبط بشدة بكل من جينى الارتباع (Vrn1) والنمو المنبطح prostrate.

٤– إن وجود خلايا صغيرة الحجم يضخم من تعبير جينات تحمل البرودة خلال فترة الأقلمة.

٥- يتطلب التعبير الكامل لجينات التحكم فى آلية تحمل البرودة قدرًا كبيرًا من التوازن الوراثى.

٦- قد تلعب التفاعلات بين الجينات غير الآليلية دورًا فى التعبير النهائى لجينات تحمل الحرارة المنخفضة التى تُنقل لخلفية وراثية غريبة عنها. والمثال على ذلك التثبيط الذى يحدث لجينات الراى المسئولة عن التحمل الفائق للحرارة المنخفضة، وذلك عند نقلها إلى القمح الرباعى والسداسى.

٧- كثيرًا ما يفترض وجود جينات كثيرة ذات تأثيرات محدودة لكل منها، وتفاعلات معقدة تتحكم فى تحمل البرودة، علمًا بأنه لا تتوفر وسائل لتعرف الاختلافات الظاهرية المحدودة فى تحمل البرودة.

٨- عُرفت عديدًا من حالات التنحى والسيادة الجزئية والسيادة الفائقة فى وراثة تحمل البرودة (Flower & Limin ٢٠٠٧).

ويتباين نظام توريث تحمل البرودة حسب الصفة التى تتخذ مقياسًا للتحمل، كما يلى:

١- فى الطماطم استخدمت ثلاث صفات لمقاييس لتحمل البرودة فى دراسات وراثة التحمل، كما يلى:

أ- التسرب الأيونى:

كانت القدرة العامة على التآلف GCA أهم من القدرة الخاصة SCA، وصاحب انخفاض التسرب القدرة على النمو فى الحرارة المنخفضة.

ب- إنبات البذور:

تحكم فى القدرة على الإنبات فى الحرارة المنخفضة (١٠°م فى حجرات نمو) جينات ذات تأثير إضافى، مع وجود تأثير أمّى ودرجة توريث عالية قدرت بنحو ٦٩٪.

جـ- النمو النباتى:

يتحكم فى النمو النباتى تحت ظروف شدِّ البرودة ثلاثة جينات على الأقل.

٢– فى الذرة استخدمت صفتان كما يلى:

أ– إنبات البذور:

تحكم فى القدرة على الإنبات فى الحرارة المنخفضة (تحت ظروف الحقل) جينات ذات تأثير إضافى، مع وجود تأثير أمّى.

ب– تغير لون الأوراق:

تعد هذه الصفة — التى تظهر عند التعرض للحرارة المنخفضة — بسيطة فى وراثتها.

٣– الخيار:

دُرست صفة إنبات البذور فى الحرارة المنخفضة (١٧°م فى حجرات النمو)، وكان التباين الإضافى فيها هو السائد، ودرجة توريثها عالية.

٤– فى الأرز أُخذت ثلاثة صفات كمقياس لتحمل البرودة فى دراسات وراثة التحمل، كما يلى:

أ– قوة نمو الباردات:

تحكم فى قوة نمو البادرات فى الحرارة المنخفضة ٤–٥ جينات، وارتبطت تلك الصفة إيجابيًّا مع النضج المبكر والبذور الكبيرة.

ب– التغيرات فى لون الأوراق:

تحكم فى التغير فى لون الأوراق تحت ظروف شدِّ البرودة جين واحد أُعطى الرمز Cts1 وكانت صفة التحمل سائدة.

جـ– عُقم الزهيرات:

تحكم فى هذه الصفة جينات ذات تأثير إضافى بصفة أساسية، وتراوحت درجة توريثها بين ٢٢٪، و ٨٨٪ (Singh ١٩٩٣).

دراسات الهندسة الوراثية لأجل تحمل البرودة

أُجريت عديد من عمليات التحول الوراثى فى النباتات لأجل زيادة نشاط الإنزيمات التى تحد من الـ ROSs، بما فى ذلك إنزيمات superoxide dismutase، و ascorbate peroxidase، و glutathione reductase، و glutathione S-transferase/glutathione

peroxidase. ولقد تبين من عمليات تحول وراثي أخرى لجعل النباتات ضعيفة في نشاط الكاتاليز أن تلك النباتات — والتي منها الطماطم — أصبحت أكثر حساسية للشدّ التأكسدي، وأضرار البرودة (Kerdnaimongkol & Woodson ١٩٩٩).

وأدى تحويل الطماطم وراثيًّا — في الكلوروبلاستيدات — بالجين codA من *Arthrobacter globiformis* (وهو الجين الذي يشفر لتمثيل الإنزيم choline oxidase الذي يعمل على تحويل الكولين choline إلى جليسين بيتين glycinebetaine) إلى زيادة تحملها للبرودة خلال مختلف مراحل نموها من إنبات البذور إلى إنتاج الثمار، مقارنة بالنباتات التي لم تُحول وراثيًّا (Dalal وآخرون ٢٠٠٦).

وأمكن عزل عامل التشفير transcription factor المعروف بالرمز CaPF1 من أوراق الفلفل، وهو عامل يستحث استجابة فرط حساسية. استُحِثَ الرنا (آر إن أي) الرسول mRNA (أي استُحِثَ الـ CaPF1 mRNA) تحت ظروف شد حيوي وبيئي. ولوحظت مستويات عالية من النسخ المشفِرة transcripts للـ CaPF1 في الأنسجة المقاومة للبكتيريا *Xanthomonas axonopodis* مقارنة بما في الأنسجة القابلة للإصابة. كذلك أمكن حث التعبير عن CaPF1 بعدد من المعاملات، منها المعاملة بالإثيفون والمثيل جاسمونيت methyl jasmonate وبشدّ البرودة. وعندما نُقِل الجين الخاص بال CaPI1 لكل من الـ Arabidopsis والتبغ فإنه أدى إلى جعلها تتحمل التجمد، وكذلك إلى زيادة مقاومتها للسلالة DC3000 من البكتيريا *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* (Yi وآخرون ٢٠٠٤).

هذا .. ويحتوي الأرز على الجين Osmyb4 الذي يُشفر ما يعرف باسم MYB transcrption factor بمستوى منخفض في الورقة الفلقية للأرز في الظروف العادية، والذي يزداد إنتاجه بقوة في حرارة ٤ °م. أمكن عزل هذا الجين وأدى تحويل *Arabidopsis thaliana* وراثيًّا به إلى إحداث زيادة كبيرة في تحمله للبرودة والتجمد، كما أدى هذا الجين إلى تنشيط جينات تلعب دورًا في تحمل نوعيات مختلفة أخرى من الشدّ البيئي مثل شدّ الجفاف وشدّ الملوحة، وكذلك مقاومة مسببات الأمراض، واستحث إنتاج

عديد من المنتجات الأيضية الضرورية للعمليات الدفاعية فى نبات الـ Arabidopsis (عن Vannini وآخرين ٢٠٠٧).

وبتحويل الطماطم وراثيًّا بهذا الجين فإنها أظهرت قدرًا أكبر من القدرة على تحمل الجفاف وفيرس موزايك الطماطم، ولكنها لم تكن أكثر قدرة على تحمل البرودة عن النباتات غير المحولة وراثيًّا. ويعنى ذلك أن نشاط هذا الجين وتأثيراته تتباين باختلاف الخلفية الوراثية للنبات المحول وراثيًّا (Vannini وآخرون ٢٠٠٧).

الفصل الرابع

تحمل التجمد

أضرار التجمد

إن السبب الحقيقى لأضرار التجمد هو تكوين الثلج وليس الحرارة المنخفضة فى حد ذاتها، والدليل على ذلك أن التجميد الفائق — الذى يتجمد فيه الماء دون تكوينه لبلورات ثلجية — يستخدم فى حفظ الجيرمبلازم (مثل البذور والجراثيم الفطرية)، فيما يعرف باسم cryopreservation.

يبدأ تكوين الثلج فى النباتات فى المسافات بالجدر الخلوية التى يقل محتواها — نسبيًّا — من المواد الذائبة. ولأن ضغط بخار الماء الخاص بالثلج أقل منه فى الماء على أى درجة حرارة، فإن تكوين الثلج فى الجدار الخلوى يؤدى إلى ظهور تدرج فى ضغط بخار الماء بين الجدار الخلوى والخلايا المحيطة به. يؤدى ذلك إلى رحيل الماء السيتوبلازمى غير المتجمد عبر التدرج من سيتوبلازم الخلية إلى الجدار الخلوى؛ مما يؤدى إلى تضخم البللورات الثلجية المتواجدة فيه بالفعل؛ مما يُحدث ضغطًا ميكانيكيًّا على الجدار الخلوى والغشاء البلازمى؛ مما يؤدى إلى إتلاف وتمزق الخلية. ويؤدى الفقد المائى للخلايا المستحث بفعل التجمد إلى صور متعددة للأضرار بالغشاء البلازمى، متضمنة انهيار الخلايا تحت وطأة تمددها، وتمزق وتشقق الخلايا.

كذلك تُسهم المركبات النشطة فى الأكسدة ROS — التى تنتج استجابة لشدٍّ التجمد — فى إتلاف الأغشية البلازمية.

وفى نهاية الأمر تؤدى البرودة إلى فقد الأغشية البلازمية لخصائصها؛ مما يؤدى إلى التسرب الأيونى؛ كذلك تفقد عضيات الخلية قدرتها فيما يدخل إليها أو يخرج منها؛ مما يعنى فقد الخلايا لخاصية التحكم فى الحجيرات compartmentalization،

وانخفاض وتردى البناء الضوئى، وتكوين البروتينات الأيضية العامة (& Mahajan Tuteja ٢٠٠٥).

الأقلمة أو التقسية

تكتسب عديد من النباتات العشبية القدرة على تحمل التجمد إذا عرضت للبرودة لفترة قصيرة (أيام أو أسابيع قليلة) قبل تعرضها للصقيع، فيما يعرف بعملية الأقلمة acclimation؛ وهى العملية التى تعرف فى المجال البستانى التطبيقى باسم التقسية hardening. ويؤدى تعرض النباتات للحرارة العالية بعد تعرضها للحرارة المنخفضة إلى زوال أثر الأقلمة، فيما يعرف بعملية الـ deacclimation. وتؤثر عمليتا الـ acclimation والـ deacclimation على كل من ظاهرتى القدرة على تحمل التجمد freezing tolerance (القدرة على تحمل تكون البللورات الثلجية بين الخلايا)، والقدرة على تجنب التجمد freezing avoidance (القدرة على تجنب تكوين البللورات الثلجية خارج الخلايا وداخلها Palta ١٩٩٢).

وبصفة عامة .. فإن التقسية بالبرودة تؤدى إلى حماية الأغشية الخلوية وثباتها، وتحفيز آليات مضادات الأكسدة، وزيادة محتوى الخلايا من السكر، وتراكم حافظات أخرى ضد التجمد cryptoprotectants، متضمنة متعددات الأمين التى تحمى البروتينات التى توجد خارج الخلية بحثٍّ نشاط الجينات التى تشفر لتكوين كاسحات (كانسات) جزيئية chaperons. وتعمل جميع هذه التحورات على مساعدة النبات على تحمل الجفاف الشديد dehydration الذى يكون مصاحبًا لشدِّ التجمد.

وتعد الوظيفة الرئيسية لأقلمة البرودة cold acclimation هى تثبيت الأغشية البلازمية ضد أضرار التجمد، حيث ينتج عن الأقلمة زيادة فى نسبة الأحماض الدهنية غير المشبعة؛ ومن ثم انخفاضًا فى حرارة تحولها. وتعمل الأقلمة على منع التحلل الخلوى الناشئ عن تمدد الخلايا، كذلك تؤدى إلى تكوين بروتينات أخرى غير إنزيمية تخفض من درجة تجمد الماء.

ومن بين التحورات الأخرى التى تُحدثها الحرارة المنخفضة فى مكونات الخلية — غير زيادة نسبة الأحماض الدهنية غير المشبعة — تركيب الـ glycerolipids، وتغيرات فى تركيب البروتين والمركبات الكربوهيدراتية، وتنشيط قنوات الأيونات ion channels. كما أن تراكم السكروز وغيره من السكريات البسيطة أثناء تأقلم البرودة يُسهم فى ثبات الأغشية البلازمية؛ نظرًا لأن تلك المركبات يمكنها حماية الأغشية البلازمية من أضرار التجمد (Mahajan & Tuteja ٢٠٠٥).

آليات وطبيعة تحمل شد التجمد

تشترك ثلاث آليات فى إضفاء خاصية المقاومة لشدّ التجمد فى النباتات، هى: تحمل التجمد freezing tolerance، وتجنب التجمد freezing avoidance، والقدرة على التأقلم بعد التعرض للبرودة capacity to acclimate، وجميعها آليات تورث وتتباين فى مسلك توريثها بين مختلف أصناف وسلالات الأنواع النباتية. ويعنى ذلك أن التربية لتحسين المقاومة لشدّ التجمد يمكن أن تجمع بين تلك الآليات الثلاث للوصول إلى التركيب الوراثى المرغوب فيه.

وفى الطبيعة يكون الانخفاض فى حرارة النباتات — عادة — بطيئًا وفى حدود ١-٢ ْم/ساعة أثناء حدوث الصقيع. ويترتب على ذلك تكوين البلورات الثلجية فى المسافات بين الخلايا مما يسبب جفافًا بالخلايا. ولذا .. فإن تحمل التجمد يعتمد أساسًا على قدرة خلايا النبات على تحمل الجفاف.

وتلعب الأغشية البلازمية دورًا محوريًّا فى تحمل التجمد والقدرة على التأقلم عند التعرض للبرودة. ومن أولى علامات أضرار التفكك بعد التجمد التحورات فى وظائف ATPase الغشاء البلازمى. ويبدو أن تلك التحورات تتضمن اضطرابات فى الكالسيوم الخلوى وتغيرات فى خصائص دهون الأغشية البلازمية.

وتحدث تغيرات مفتاحية فى تركيب دهون الأغشية البلازمية خلال فترة تأقلم البرودة (عن Palta ١٩٩٢).

إن أشد تأثيرات التجمد ضررًا هو إتلافه للأغشية البلازمية، ويرجع هذا الضرر — أساسًا — إلى الفقد المائى الحاد الذى يرافق التجمد. وتتكون دهون الأغشية البلازمية من نوعين من الأحماض الدهنية: غير مشبعة ومشبعة. وتتميز الأحماض الدهنية غير المشبعة بوجود واحدة أو أكثر من الروابط الزوجية بين ذرتى كربون (-CH = CH-)، بينما تكون الأحماض الدهنية المشبعة مشبعة تمامًا بذرات الأيدروجين فلا يوجد بها أى روابط زوجية ($-CH_2 - CH_2-$). وإنه لمن المعروف أن الدهون التى تحتوى على أحماض دهنية مشبعة تتصلب على حرارة أعلى عن تلك التى تتصلب عليها الدهون التى تحتوى على أحماض دهنية غير مشبعة. وبذا ..فإن التواجد النسبى للأحماض الدهنية غير المشبعة فى الأغشية يؤثر — بقوة — على مدى سيولة هذه الأغشية. وتعرف الحرارة التى يتحول عندها الغشاء من الحالة نصف السائلة إلى الحالة النصف بلورية بحرارة التحول transition temperature. وتحتوى النباتات الحساسة للبرودة — عادة — على نسبة أعلى من الأحماض الدهنية المشبعة؛ ومن ثم فهى ذات حرارة تحول أعلى. وفى المقابل .. فإن الأنواع المقاومة للبرودة تتميز باحتوائها على نسبة أعلى من الأحماض الدهنية غير المشبعة؛ ومن ثم فهى ذات حرارة تحول أقل (Mahajan & Tuteja ٢٠٠٥).

التقييم لتحمل التجمد

اتسمت برامج التربية لتحمل التجمد بالبطء ومحدودية التقدم فيها، وأرجع ذلك إلى عدم وجود معايير للانتخاب، وتعقيد التحكم الوراثى، وضيق مدى التباين الوراثى فى معظم الأنواع المحصولية. ويستخلص من معظم الدراسات أن معيار البقاء (عدم الموت جراء التعرض لحرارة التجمد) تحت ظروف الحقل هو أفضل طريقة للانتخاب. وبالطبع فإن لتلك الطريقة مشاكلها؛ فالقدرة على البقاء لا تتوقف — فقط — على درجة الحرارة، وإنما يتحكم فيها عديد من العوامل الأخرى البيئية منها والحيوية. ويظل الأمل معقودًا فى تلك الاختبارات أن تكون درجة الحرارة هى العامل الوحيد المتحكم فى بقاء التراكيب الوراثية أو فنائها، وأن يكون الانخفاض الحرارى بالقدر الذى يؤدى إلى موت معظم التراكيب الوراثية الحساسة، وإلى إحداث درجات متباينة من الأضرار فى

التراكيب الوراثية المتوسطة التحمل، وإلى عدم ظهور أى أضرار بالتراكيب الوراثية المقاومة. وطبيعى أن تلك الظروف تكون — غالبًا نادرة الحدوث (Palta ١٩٩٢).

الطرق غير المباشرة لتقييم تحمل التجمد

يحاول الباحثون تجنب المشاكل المرتبطة بالتجمد المباشر للنباتات (مثل استخدام حجرات تجمد باهظة التكاليف، والخطأ التجريبى العالى) باقتراح طرق غير مباشرة لتقدير مستوى التقسية بدلاً من أضرار التجمد، كما يلى:

١– من المعلوم أن المحتوى الرطوبى للنباتات ينخفض أثناء تقسيتها، وخاصة فى التراكيب الوراثية الأكثر قدرة على تحمل التجمد. ولقد وجد أن المحتوى الرطوبى بعد التقسية يرتبط بتحمل التجمد والقدرة على البقاء خلال الشتاء القارص البرودة فى القمح.

٢– يعتقد بأن البرولين يلعب دورًا فى حماية النباتات التى تتعرض لأنواع مختلفة من الشدِّ، بما فى ذلك شدِّ الصقيع. وتتراكم كميات كبيرة من البرولين الحر فى الأوراق والفروع أثناء تقسية البرودة، ويرتبط هذا التراكم إيجابيًّا مع تحمل الصقيع فى مختلف التراكيب الوراثية. وبذا .. فإن تقدير محتوى البرولين بعد التقسية يمكن أن يوفر معلومات عن تحمل الأصناف المحتمل للتجمد.

٣– فى القمح .. يوجد ارتباط قوى بين درجة تحمل التجمد وتراكم بروتين معين تُنظِّم البرودة إنتاجه، ويعرف باسم WCS120. يمكن تقدير هذا البروتين باستعمال الأجسام المضادة الخاصة به، وبذا .. فإنه يمكن استعماله كمعلم جزيئى للانتخاب لأجل التجمد، حيث يمكن — بالتفاعل بين البروتين (الأنتجين antigen) والجسم المضاد له (antibody) — التمييز بين أصناف القمح المتحملة للصقيع والحساسة له.

٤– وجد فى القمح — كذلك — أن المقاومة الكهربائية لأنسجة البادرات وهى بعمر ثمانى أيام ترتبط بتحمل التجمد. ويفيد الاختبار كوسيلة لإسراع الانتخاب وزيادة عدد الأجيال عند التقييم فى ظروف متحكم فيها.

٥- يمكن كذلك الاستعانة بالمعلمات الجزيئية مثل RFLPs وغيرها للتعرف على تواجد الآليلات ذات التأثير الإيجابى فى تحمل البرودة الشديدة.

وعلى الرغم من جاذبية تلك الطرق غير المباشرة لتقدير تحمل التجمد (أو التحمل لأى شدٍ بيئى آخر)، فإنها لا تكشف سوى عن آليات قليلة من تلك التى يمكن أن تتحكم فى الاختلافات الوراثية لتحمل التجمد؛ وبذا .. فإنها لا تفيد — غالبًا — فى استكشاف كل الإمكانات الوراثية المحتملة فى برامج التربية (Saulescu & Braun ٢٠٠١).

الانتخاب لتحمل التجمد فى مزارع الخلايا

أظهرت الدراسات أن مستوى الأحماض الأمينية — وبخاصة البرولين — يزداد أثناء عملية التأقلم على الحرارة المنخفضة؛ ولقد وجد ارتباط جوهرى عال بين مستوى البرولين وتحمل الصقيع فى تراكيب وراثية تمثل مدى واسعًا من الأنواع النباتية. وبالانتخاب فى مزارع الأنسجة لزيادة محتوى كل من البرولين والهيدروكسى برولين اللذان يرتبطان بتحمل الصقيع .. أمكن إنتاج سلالات خلايا من القمح تحمل صفة القدرة الوراثية على تحمل الصقيع (عن Chawla ٢٠٠٠).

ولقد أمكن الاستفادة من المعلمات الكيميائية الحيوية الخاصة بتراكم البرولين فى الانتخاب فى المزارع للقدرة على تحمل الصقيع. وفى خدمة ذات الهدف .. أمكن انتخاب سلالات خلايا قادرة على تراكم البرولين بها بمعاملة المزارع بالهيدروكسى برولين hydroxyproline. وفى الذرة .. أمكن عزل سلالات مزارع متحملة للبرودة ويتراكم فيها البرولين بمعاملة الكالس بكل من حامض الأبسيسك والمانيتول mannitol.

كذلك أمكن الحصول على نباتات قمح متحملة للتجمد من نسيج كالس خضع لعملية التبريد الشديد إلى -١٩٦°م دون معاملة بالمواد الحامية من أضرار تلك المعاملة (أى دون معاملته بالـ cryprotectants)، وقد انتقلت تلك الصفة إلى النباتات التى تجدد نموها من ذلك الكالس وإلى نسلها (عن Remotti ١٩٩٨).

أمثلة لدراسات فى مجال التربية لتحمل التجمد

مصادر المقاومة للتجمد فى الأنواع البرية

من أمثلة المقاومة للتجمد فى الأنواع البرية القريبة لبعض الأنواع المحصولية، ما يلى (عن Singh ١٩٩٣):

المحصول	الأنواع البرية القريبة المقاومة
القمح	الراى، وبعض أنواع الـ *Agropyron*
الشعير	*H. jubatum*, *H. brachyantherum* x *H. bogdanii*, *H. jubantum* x *H. compressum* والأخيران متضاعفان هجينيًّا **amphidiploids**
الشوفان	*Avena sterilis*
البطاطس	*Solanum* acaule, *S. megistacrolobum*, *S. multidisectum*, *S. vernei*

تربية البطاطس

يكون مجديًا — إن أمكن — التنبؤ بوجود أو غياب صفات مرغوب فيها فى عشائر نباتية معينة. ولقد جرت محاولة لتحليل مدى ما يمكن أن تسهم به العوامل التقسيمية والجغرافية والبيئية فى التنبؤ بوجود صفة تحمُّل التجمد فى البطاطس البرية. وتم لهذا الغرض غربلة بيانات ١٦٤٦ عينة من ٨٧ نوعًا سبق جمعها من ١٢ دولة من الأمريكتين. ولقد وجدت علاقة قوية بين تحمل الصقيع والأنواع، وبدرجة أقل مع السلسلة series التقسيمية. كذلك وجدت تجمعات جوهرية لمناطق جغرافية فيها بطاطس بمستوى متشابه من تحمل الصقيع. ووجدت المستويات العالية من تحمل الصقيع فى وسط وجنوب الإنديز ببيرو، والأراضى المنخفضة من الأرجنتين والمناطق المتاخمة لها، وفى مساحة صغيرة من وسط الإنديز الشيلى. كذلك وجد أن فرصة العثور على بطاطس برية ذات مستويات عالية من القدرة على تحمل الصقيع تزداد فى المناطق التى ينخفض فيها متوسط الحرارة الدنيا السنوى عن ٣°م عما فى المناطق الأدفأ. هذا إلا إنه بسبب

تواجد كثير من أنواع البطاطس البرية فى مساحات صغيرة، فإن من الصعب فصل تشابك العوامل التقسيمية والبيئية والجغرافية عن بعضها البعض (Hijmans وآخرون ٢٠٠٣).

وقد قسم Richardson & Weiser (١٩٧٢) درجة تحمل الصقيع Frost Tolerance فى ٥٧ نوعًا من الجنس *Solanum* إلى المجموعات التالية:

١- أنواع تتحمل انخفاض درجة الحرارة إلى -٥°م وربما إلى أقل من ذلك، وهى:

S. acaule
S. chomatophilum
S. commersonii
S. x *juzepczukii*
S. multidissectum

٢- أنواع تتحمل انخفاض درجة الحرارة إلى -٤ إلى -٥°م، وهى:

S. ajanhuiri
S. x. *curtilobum*
S. demissum
S. megistacrolobum
S. microdontum
S. vernei

٣- أنواع تتحمل انخفاض درجة الحرارة إلى -٣ إلى -٤°م، وعددها ٢٤ نوعًا منها:

S.tuberosum ssp. *andigena*

٤- أنواع تتحمل انخفاض درجة الحرارة إلى -٢ إلى -٣°م، وعددها ١٦ نوعًا:

٥- أنواع تتحمل انخفاض درجة الحرارة إلى -١ إلى -٢°م وعددها ٦ أنواع، منها:

S. tuberosum ssp. *tuberosum*

كما أمكنهما الحصول على سلالات على درجة عالية من المقاومة للصقيع من بعض الأنواع المزروعة الحساسة للصقيع؛ مثل:

S. phureja

ومن التلقيح *S. phureja* x *S. tuberosum* ssp. *andigena*

ويدل ذلك على أن المقاومة للصقيع ربما كانت متنحية، أو يتحكم فيها جينات مكملة لبعضها البعض، أو يوجد بينها تفاعلات تفوق. كما تدل على إمكان انتخاب طرز مقاومة للصقيع من الطرز الحساسة.

وفى محاولة أخرى .. قسم Chen & Li (عن Li & Fennell ١٩٨٥، و Palta ١٩٩٢) ٢٤ نوعًا من الجنس *Solanum* إلى خمس مجموعات حسب كونها تتحمل الصقيع والبرودة أم حساسة لهما، وما إذا كانت تستجيب أم لا تستجيب (جدول ٤-١).

وتبعًا لهذا التقسيم .. فإن أربعة أنواع (هى *S. acaule*، و *S. commersonii*، و *S. multidissectum*، و *S. chomatophilum*) تتحمل — بعد أقلمتها بالبرودة — الانخفاض فى درجة الحرارة حتى -٨,٥°م إلى -١١,٥°م بينما وضعت البطاطس فى مجموعة الأنواع الحساسة للصقيع، التى لا تستجيب لمعاملة الأقلمة بالبرودة، والتى لا تتحمل انخفاض درجة الحرارة لأكثر من ثلاث درجات تحت الصفر.

تركزت معظم الدراسات الوراثية الخاصة بتحمل الصقيع على التهجين:

S. acaule x *S. tuberosum*

وقد وضحت سيادة صفة المقاومة للصقيع فى التهجين بين *S. tuberosum* وأى من الأنواع التالية:

S. acaule
S. bulbasovii
S. x *curtilobum*
S. demissum
S. x *juzepczukii.*

كما أظهرت هذه التلقيحات أن المقاومة للصقيع صفة كمية، برغم أنها قد تتضمن جينًا رئيسيًا واحدًا مع الجينات الأقل تأثيرًا فى ظهور الصفة.

ولكن ظهر من التلقيح: *S. tuberosum* x *S. demissium* أن المقاومة للصقيع صفة بسيطة ذات سيادة غير تامة (Richardson & Weiser ١٩٧٢).

جدول (٤-١): تقسيم أنواع الجنس *Solanum* حسب تحملها للصقيع والبرودة واستجابتها لمعاملة الأقلمة بالبرودة.

المجموعة والأنواع	درجة الحرارة المميتة للنبات (م) قبل الأقلمة[أ]	بعد الأقلمة[ب]
المجموعة الأولى مقاومة للصقيع وتستجيب للأقلمة بالبرودة		
S. acaule (Oka 3885)	-٦,٠	-٩,٠
S. commersonii (Oka 5040)	-٤,٥	-١١,٥
S. multidissectum	-٤,٠	-٨,٥
S. chomatophilum	-٥,٠	-٨,٥
المجموعة الثانية مقاومة للصقيع ولا تستجيب للأقلمة بالبرودة		
S. bolviense	-٤,٥	-٤,٥
S. megistacrolobum (Oka 3914)	-٥,٠	-٥,٠
S. sanchae–rosae Oka 5697)	-٥,٥	-٥,٥
المجموعة الثالثة: حساسة للصقيع وتستجيب للأقلمة بالبرودة		
S. oploocense (Oka 4500)	-٣,٠	-٨,٠
S. polytrichon (PI184773)	-٣,٠	-٦,٠
المجموعة الرابعة: حساسة للصقيع ولا تستجيب للأقلمة بالبرودة		
S. brachistotrichum	-٣,٠	-٣,٠
S. cardiophyllum	-٣,٠	-٣,٠
S. fendleri	-٣,٠	-٣,٠
S. jamesii	-٣,٠	-٣,٠
S. kurtzianum	-٣,٠	-٣,٠
S. microdontum	-٣,٠	-٣,٠
S. pinnatisectum	-٣,٠	-٣,٠
S. stenotomum (PI 195188)	-٣,٠	-٣,٠
S. stoloniferum	-٣,٠	-٣,٠
S. sucrense	-٣,٠	-٣,٠
S. tuberosum	-٣,٠	-٣,٠
S. venturii	-٣,٠	-٣,٠
S. vernei	-٣,٠	-٣,٠

تابع جدول (٤-١).

المجموعة والأنواع	درجة الحرارة المميتة للنبات (°م)	
	قبل الأقلمة[أ]	بعد الأقلمة[ب]
S. verrucosum	-٣,٠	-٣,٠
المجموعة الخامسة: حساسة للبرودة		
S. trifidum	-٣,٠	تموت[جـ]

(أ) كانت ظروف النمو للنباتات غير المؤقلمة بالبرودة – قبل تعريضها للبرودة الفائقة – هى: ٢٠°م نهارًا، و ١٥°م ليلاً، مع ١٤ ساعة فترة ضوئية.
(ب) كانت ظروف الأقلمة بالبرودة – قبل تعريض النباتات للبرودة الفائقة – هى ٢°م ليلاً ونهارًا، مع ١٤ ساعة فترة ضوئية.
(جـ) كانت النباتات ميتة عقب تعريضها لحرارة ٢°م ليلاً ونهارًا لمدة ٢٠ يومًا.

وأضحت دراسة أجريت على أنواع برية من الجنس *Solanum* وأصناف تجارية من البطاطس من حيث تحملها للبرودة قبل وبعد تقسيتها على ٤°م لمدة ١٢ يومًا إمكان تقسيمها إلى ثلاث فئات، كما يلى:

١- فئة مقاومة للتجمد وتستجيب لمعاملة التقسية، حيث انخفضت فيها الـ LT_{50} (الحرارة المنخفضة التى تؤدى إلى موت ٥٠٪ من النباتات) من -٢ إلى -٤,٥°م قبل معاملة التقسية إلى -٩°م بدها، وتضمنت الأنواع البرية *S. acaule*، و *S. sogarandium*، و *S. multidisectum*.

٢- فئة مقاومة للتجمد ولكنها لا تستجيب كثيرًا لمعاملة التقسية حيث انخفضت فيها الـ LT_{50} من -٢°م قبل معاملة التقسية إلى -٤°م بعدها، وتضمنت النوع *S. polyadenium*.

٣- فئة حساسة للتجمد ولا تستجيب لمعاملة التقسية حيث انخفضت فيها الـ LT_{50} من حوالى صفر°م قبل معاملة التقسية إلى -١,٥ إلى -٢,٠°م بعد المعاملة (Irzykowski وآخرون ١٩٩٦).

ومن أكثر أنواع البطاطس البرية تحملاً للصقيع – معبرًا عن صفة القدرة على التحمل بنسبة الأنسجة التى لم تظهر عليها أضرارًا بعد تعرضها لموجتى صقيع على -٢°م وموجة واحدة على -٥°م – ما يلى (عن Hijmans وآخرين ٢٠٠٣).

النوع	عدم الضرر (٪)
S. acaule	١٠٠
S. albicans	١٠٠
S. commersonii	٩٩
S. paucissectum	٩٢
S. demissum	٩٢
S. etuberosum	٨٢
S. megistarcrolonum	٨٣
S. sanctae-rosae	٨٦

هذا .. إلا أن بعض الأنواع شديدة التحمل للبرودة — مثل *S. commersonii* — قد يكون مرد تحملها للصقيع فى بيئتها الأصلية إلى قضائها الشتاء على صورة درنات ساكنة تحت الأرض، فى الوقت الذى تموت فيه نمواتها الخضرية (Griffith وآخرون ١٩٩٤).

يُستدل من الدراسات التى أجريت على البطاطس والتى استخدمت فيها سلالة من *S. commersonii* (تتحمل التجمد حتى −٣,٩°م وتتأقلم خلال ١٠ أيام من البرودة إلى تحمل حرارة −٧,٢°م)، و *S. cardiophyllum* (تتحمل التجمد حتى −١,٦°م وغير قادرة على التأقلم عند تعرضها للبرودة) على ما يلى:

١– لكل من صفتى تحمل التجمد والقدرة على التأقلم نظامها الوراثى المستقل.

٢– كلتا الصفتين كمية فى وراثتها، وإن كان لكل منهما جينات رئيسية قليلة تتحكم فيها (Palta ١٩٩٢).

تربية الكرنب

درس Dickson & Stamer (١٩٧٠) الارتباط بين نسبة المادة الجافة وتحمل الصقيع فى عدد من أصناف الكرنب وكرنب بروكسل. تراوحت نسبة المادة الجافة فى هذه الأصناف من ٦,٥٪–١٨٪، وتراوحت درجة توريث تلك الصفة من ٠,٥٠–٠,٦٠، وكانت نسبة المادة الجافة مرتبطة — جوهريًا — مع نسبة المواد الصلبة الذائبة الكلية.

وقد وجد الباحثان علاقة وثيقة بين نسبة المادة الجافة والمقاومة للصقيع؛ حيث ازدادت المقاومة كلما ازدادت نسبة المادة الجافة كما هو موضح فى جدول (٤-٢).

جدول (٤-٢): العلاقة بين نسبة المادة الجافة وتحمل الصقيع فى أصناف الكرنب وكرنب بروكسل.

معاملة البرودة	نوع الضرر	متوسط نسبة المادة الجافة (والمدى)	عدد النباتات
-٥°م	نباتات متجمدة	٧,٤ (٦,٤-٨,٦)	٦٨
	أضرار بأطراف الأوراق فقط	٨,٥ (٧,٤-٩,٢)	٩٦
	أضرار بسيطة	٩,١ (٨,٣-١٠,٣)	٦٤
	لا توجد أضرار	١١,١ (٩,٠-١٣,٥)	٥٤
-١٥°م	نباتات متجمدة	٨,٥ (٧,١-١٠,٣)	٣٣
	نباتات متجمدة جزئيًّا	٩,٣ (٨,٢-١١,٣)	١١
	لا توجد أضرار	١٣,٤ (١٠,٣-١٦,٤)	٢٢

تربية الحبوب الصغيرة

وجد أن مقاومة التجمد فى مختلف الحبوب الصغيرة صفة كمية، وتكون الجينات فى بعضها ذات تأثيرات إضافية، وفى بعضها الآخر ذات تأثيرات غير إضافية، كما وجدت فى بعض الدراسات أن صفة مقاومة التجمد سائدة جزئيًّا، ووجدت فى دراسات أخرى أن صفة الحساسية للتجمد سائدة جزئيًّا كذلك. وقد فسرت تلك النتائج المتضاربة على أساس اختلاف بروتوكولات التجمد التى اتبعت فى مختلف الدراسات. فعندما كان شدّ التجمد قاسيًّا كانت الحساسية للتجمد سائدة، بينما فى ظروف شدّ التجمد المعتدلة كانت صفة تحمل التجمد هى السائدة (Palta ١٩٩٢).

جينات تحمل التجمد وتأثيراتها

إن تحمل التجمد صفة كمية، فالحرارة المنخفضة تنشط عمل عدد من الجينات، مثل تلك التى تشفر لـ dehydrins، والـ lipid transfer proteins، والـ -late-embryogensis abundant proteins.

ومن بين الجينات التى تستحث البرودة عملها، ما يلى:

- جين FAD8 من الـ Arabidopsis الذى يشفر لتكوين إنزيم fatty acid desaturase، الذى يُسهم فى تحمل التجمد بتحوير تركيب الدهون.
- جينا السبانخ hsp70، ولفت الزيت hsp90 اللذان يشفران لتكوين كاسحات (كانسات) جزيئية chaperons تُسهم فى تحمل التجمد بتثبيت البروتينات ضد الدنترة التى يستحثها التجمد.
- اكتشفت عدة جينات تشفر لتمثيل بروتينات منظمة أو مستقبلة للإشارات، مثل الـ mitogen-activated protein، والـ kinase والـ MAP kinase، والـ calmodulin-related proteins .
- اكتشفت طفرة فى أحد نباتات المناطق الجليدية أعطيت الاسم eskimo1 والرمز esk1، كانت أكثر تحملاً للتجمد عن النبات الأصلى، ووجد أن محتواها من البرولين الحر كان ٣٠ ضعف محتوى النباتات العادية من نفس النوع. ومن المعروف أن البرولين هو أحد الحاميات الفعالة ضد التجمد cryprotectants (Mahajan & Tuteja ٢٠٠٥).
- أمكن عزل بروتين مضاد للتجمد antifreeze protein ذات وزن جزيئى ٣٦ كيلو دالتون من الجذر الوتدى للجزر المؤقلم على البرودة من صنف Autumn King. ثبط هذا البروتين إعادة بلورة الثلج (Smallwood وآخرون ١٩٩٩).

التحويل الوراثى لتحمل التجمد

تقدح عملية التقسية بالبرودة عديدًا من التغيرات الفسيولوجية والبيوكيميائية؛ بما يفيد عمل كثير من الجينات فى إكساب النباتات خاصية تحمل التجمد؛ ومن ثم لا يجب توقع إحداث طفرة فى زيادة القدرة على تحمل الصقيع من مجرد عملية تحول وراثى بأحد الجينات التى لها علاقة بتحمل التجمد.

ومن بين دراسات التحول الوراثى التى أجريت بهدف زيادة القدرة على تحمل التجمد، ما يلى:

- أوضحت دراسات Culter وآخرون (١٩٨٩) أن البروتين المضاد للتجمد المتحصل

عليه من نوع السمك القطبى *Pseudopleuronectes americanus* لدية القدرة على العمل كمضاد لبدء تكوين نويات البللورات الثلجية anti-nucleator فى الأنسجة النباتية. وأدى تعريض المزارع المعلقة لـ *Bromus intermis* للبروتين المضاد للتجمد إلى خفض كميات الماء القابل للتجمد فى أى درجة حرارة. كما أوضحت الدراسة أن هذا البروتين يمكن أن يعمل كواقٍ من أضرار التجمد العميق (أى إنه يعمل كـ cryoprotectant)، وأنه قلل من معدل تكوين البللورات الثلجية.

- أدى تحويل نباتات التبغ وراثيًّا لتعبر عن نوعين من البروتين المضاد للتجمد، هما: AFP type II، و AFP type III اللذان يتحكم فيهما جينين حُصل عليهما من نوع السمك القطبى *P. americanus* (الذى أسلفنا الإشارة إليه والذى يعرف فى الإنجليزية باسم flounder) .. أدى ذلك إلى جعلها تتحمل حرارة وصلت إلى -٣,٥ إلى -٤,٥°م، وهى تقل بمقدار ١-١,٥°م - فقط - عن تلك التى تحملتها نباتات الكنترول (عن Gusta وآخرين ١٩٩٦).

- أنتج Hightower وآخرون (١٩٩١) نباتات تبغ وطماطم محولة وراثيًّا بالجين afa3 المضاد للتجمد والمجهز صناعيًّا على أساس جين الـ antifreeze الخاص بالسمك القطبى *P. americanus*، إلاّ أنه لم يكن مؤثرًا فى منع التجمد.

- تمكن الباحثون من تخليق جين يشفر لتكوين بروتين مضاد للتجمد مماثل للبروتين الذى ينتجه سمك الـ winter flounder، وأمكن التعبير عن هذا الجين فى الخميرة وعدد من النباتات. ويمكن لهذه النباتات المعدلة وراثيًّا تحمل التجمد والتفكك بصورة أفضل دون أن تفقد خصائصها المتعلقة بالمذاق والقوام. وفى البطاطس ظهر ارتباط بين مستوى التعبير عن الجين المنقول ودرجة تحملها للتجمد. كذلك يمكن إضافة هذا البروتين إلى ألايس كريم لمنع تكوين القوام الجيبى للبلورات الثلجية (Wallis وآخرون ١٩٩٧، و عن Malik وآخرين ١٩٩٩).

- أدى تعديل نباتات الـ *Arabidopsis* غير المتحملة للبرودة - وراثيًّا - بجين الـ

Arabidopsis: cor15a (المتحصل عليه من سلالة متحملة للبرودة) إلى حمايتها من حرارة وصلت إلى -٤ وحتى -٥°م؛ مما يدل على أن هذا الجين (الذى يوفر حماية للإنزيم الحساس للبرودة lactate dehydrogenase من الدنترة ووقف النشاط، والذى يتواجد البروتين الذى يتحكم الجين فى إنتاجه فى الكلوروبلاستيدات) ربما يلعب دورًا فى حماية الكلوروبلاستيدات أثناء التجمد.

- يلزم الإنزيم سوبر أوكسيديز ديسميوتيز superoxidase dismutase (اختصارًا: SOM) لأجل التخلص من الـ superoxide free radicals السامة التى تنتج فى ظروف الشدِّ البيئى. وقد اقتُرح أن التعبير الزائد للبروتين الـ SOD يمكن أن يُحسِّن من القدرة على تحمل التجمد فى النباتات. وبالفعل .. تم تحويل البرسيم الحجازى وراثيًّا بجين الـ Mn-SOD الميتوكوندرى والبلاستيدى (mitochondrial and chloroplast Mn-SOD) من النوع *Nicotiana plumbaginifolia*، وأظهرت النباتات المحولة وراثيًّا قدرًا أكبر من النشاط الكلى للـ SOD بالأوراق، واستعادة أكبر للنمو - على أساس إنتاج المادة الجافة بالنموات الخضرية - بعد تعرضها لحرارة التجمد. كذلك أدت زيادة التعبير الخاص بالجين Cu/Zn-SOD - من البسلة - فى التبغ والبيتونيا إلى إحداث خفض كبير فى الأضرار التى تحدث لعملية البناء الضوئى خلال ظروف التعرض للحرارة المنخفضة والإضاءة العالية، كما حفزت استعادة البناء الضوئى لمعدله الطبيعى بعد دورة من التجمد والتفكك (عن Gusta وآخرين ١٩٩٦).

الفصل الخامس

تحمل الحرارة العالية

التغيرات المناخية وتأثيراتها المتوقعة على المحاصيل الزراعية والأنواع البرية

إن الإنبعاثات الغازية الناتجة عن النشاط الإنسانى تُضيف بكثرة للتركيزات المتواجدة بالفعل فى الهواء الجوى من ثانى أكسيد الكربون، والميثان، والكلوروفلورو كاربونات chlorofluorocarbons وأكاسيد النيتروجين، وغيرهم. ويستدل من عديد من الدراسات أن تلك الغازات سوف تتسبب فى ارتفاع درجة الحرارة بمعدل ٠,٣°م كل عقد من الزمان؛ لتصل لزيادة — فوق الحرارة الحالية — مقدارها ١°م فى عام ٢٠٢٥، و ٣°م فى عام ٢١٠٠ (Wahid وآخرون ٢٠٠٧).

ومن المتوقع أن متوسط حرارة مواسم النمو سوف تزداد بدرجة أعلى من المتوسط السنوى العام، مع توقع انخفاض معدل هطول الأمطار — المصاحب لارتفاع درجة الحرارة — فى بعض مناطق الإنتاج. كذلك من المتوقع زيادة تكرار معدل حدوث الموجات الحارة، وزيادة حدتها ومدتها. وتبدو الصورة أنه مع نهاية القرن الحادى والعشرين سوف يكون متوسط حرارة مواسم النمو فى المناطق الاستوائية وشبه الاستوائية أعلى مما تصل إليه الحرارة القصوى الموسمية هذه الأيام.

ولسوف يؤدى تأقلم المحاصيل على التغيرات المناخية — إلى زيادة محصول الحبوب مثل الذرة والقمح والأرز فى المناطق ذات المناسيب العالية والمتوسطة الارتفاع التى يكون الارتفاع فى حرارتها معتدلاً مع زيادة فى تركيز ثانى أكسيد الكربون. ولكن مع ارتفاع فى الحرارة بمقدار ١–٣°م فإن من المتوقع انخفاض المحصول فى المناطق ذات المناسيب الأقل ارتفاعًا، وفى تلك التى لا توجد فيها تدرجات فى المناسيب، أى فى المناطق ذات الأراضى المنبسطة (عن Ainsworth & Ort ٢٠١٠).

تأثير التغيرات المناخية على الجيرمبلازم البرى فى بيئته الطبيعية

يمثل الجيرمبلازم البرى مصدرًا رئيسيًّا لصفات تحمل الظروف البيئية القاسية بالنسبة لمربى النبات، لكن هذا الجيرمبلازم معرض للفقدان بسبب التغيرات المناخية، حيث يستدل من دراسة أجريت على توزيع الفول السودانى البرى فى أمريكا الجنوبية، وأنواع اللوبيا فى أفريقيا، والبطاطا البرية فى أمريكا الوسطى والجنوبية على ما يلى:

١- من المتوقع أن تفقد نصف الأنواع التى شملتها الدراسة مدى انتشارها الطبيعى بحلول منتصف القرن الحادى والعشرين بسبب التغيرات المناخية.

٢- من المتوقع أن تتحرك كل الأنواع إلى ارتفاعات أعلى، كما قد يغير بعضها خطوط العرض التى ينتشر فيها حاليًّا.

٣- من المقدر أن تندثر ١٦٪-٢٢٪ من الأنواع التى شملتها الدراسة.

ويبين ذلك مدى الحاجة إلى زيادة الجهد المبذول فى جميع الجيرمبلازم قبل أن يفقد تنوعه الطبيعى.

هذا .. ويتوقع حدوث المخاطر ذاتها على سلالات المزارعين landraces التى تنتشر زراعتها لدى أكثر من بليون مزرعة بدائية توجد على امتداد الكرة الأرضية، حيث يقوم المزارعين فيها بأنفسهم بإكثار التقاوى التى يستخدمونها فى الزراعة من عام لآخر. ومع التغيرات المناخية سوف ينخفض محصول تلك السلالات تدريجيًّا؛ الأمر الذى يؤدى بالمزارعين إلى تركهم لها فى نهاية الأمر؛ مما يستدعى سرعة جمعها قبل فقدانها (The conservation of global genetic resources in the face of climate change, Bellagio Meeting – ٢٠٠٧ – الإنترنت).

الوسائل الزراعية لتخفيف آثار التغيرات المناخية

إن التأقلم فى الزراعة على التغيرات المناخية هو – على النطاق العريض – أى استجابة تؤدى إلى تجنب الإضرار المتوقعة والمحافظة على المحصول من التدهور.

ومن أمثلة التأقلم على التغيرات المناخية، ما يلى:

١- تعديل مواعيد الزراعة والحصاد.

٢- التوسع فى زراعة المحاصيل فى مناطق أكثر ملاءمة.

٣- تغيير التراكيب الوراثية والأنواع بحيث تكون أكثر ملاءمة للتغيرات المناخية وأكثر تحملاً للشدّ الحرارى.

٤- تربية جيرمبلازم جديد بصفات محسنة.

٥- تعديل معدلات التسميد وممارسات الرى.

٦- تطبيق التنبؤات بحالة الجو لأجل تقليل الأخطار فى الإنتاج (Ainsworth & Ort ٢٠١٠).

الشدّ الحرارى

يُعّرف الشدّ الحرارى غالبًا بالارتفاع فى درجة الحرارة لأكثر من مستوى معين حرج لمدة من الوقت تكفى لإحداث أضرار لا عودة فيها فى نمو النبات وتطوره. وعمومًا .. فإن الارتفاع المؤقت فى الحرارة فى حدود ١٠-١٥°م فوق حرارة الهواء المحيط يعتبر شدًّا حراريًّا أو صدمة حرارية. هذا إلا أن الشدّ الحرارى هو دالة معقدة لكل من شدة الارتفاع الحرارى، ومدته، ومعدل الزيادة فى درجة الحرارة.

أما تحمل الحرارة فيعرف بأنه قدرة النبات على النمو وإنتاج محصول اقتصادى فى ظروف الحرارة العالية. وبينما يعتقد البعض أن حرارة الليل هى العامل الأساسى المؤثر، فإن البعض الآخر يعتقد فى تأثير كل من حرارة الليل وحرارة النهار، ويعتقدون أن متوسط درجة الحرارة اليومى هو المقياس، ويعد دليلاً أفضل على استجابة النباتات للحرارة العالية، مع تأثير حرارة النهار بدور ثانوى (Wahid وآخرون ٢٠٠٧).

تقسيم النباتات حسب تحملها للحرارة

تقسم النباتات الراقية — من حيث تحملها للحرارة العالية إلى فئتين هما:

١- نباتات وسطية Mesophiles:

يتراوح الحد الأقصى لدرجة الحرارة التى يمكنها تحملها من ٣٥-٤٥°م.

٢- نباتات متوسطة التحمل للحرارة العالية Moderate Thermophiles:

يتراوح الحد الأقصى لدرجة الحرارة التى يمكنها تحملها من ٤٥-٦٠°م.

هذا .. وتموت غالبية النباتات العشبية لدى تعرضها لحرارة قريبة من ٥٠°م، بينما يمكن للأنواع الخشبية تحمل حرارة تصل إلى ٦٠°م لفتراتٍ قصيرة.

ويتحدد مدى الضرر الذى يحدث للنباتات بمدة التعرض للحرارة العالية، وبمدى توفر الرطوبة الأرضية، لتأمين معدلات نتح عالية، يمكن أن تعمل على خفض درجة حرارة الأوراق.

ونجد — بصورة عامة — أن أعضاء التخزين المتشحمة ترتفع درجة حرارتها عن حرارة الهواء المحيط بها؛ بسبب الحرارة الناتجة من النشاط الأيضى، والتى لا تتسرب منها — إلى الجو المحيط بها — بسرعة كافية. هذا .. بينما تكون حرارة الأوراق أقل من حرارة الهواء المحيط بها ببضع درجات بسبب النتح. ويستثنى من ذلك الأوراق التى تكون مواجهة تمامًا للأشعة الشمسية، حيث قد ترتفع حرارتها بضع درجات عن حرارة الهواء المحيط بها.

درجات الشدّ الحرارى الحرجة

الحرارة الحرجة threshold temperature هى الحرارة التى يبدأ بعدها نقص واضح فى النمو، ولقد تم تحديد الحرارة الحرجة الدنيا والعظمى لعديد من الأنواع النباتية. والحرارة الحرجة الدنيا هى التى يتوقف النمو والتطور إذا ما انخفضت الحرارة عنها، وكذلك الحرارة الحرجة العظمى هى التى يتوقف النمو والتطور إذا ما ارتفعت الحرارة عنها. ويبين جدول (٥-١) الحرارة الحرجة العظمى لعدد من المحاصيل الزراعية فى مراحل معينة من نموها وتطورها.

جدول (٥-١): درجات الحرارة العليا الحرجة لبعض المحاصيل الزراعية فى مراحل معينة من نموها (Wahid وآخرون ٢٠٠٧).

المحصول	الحرارة الحرجة (°م)	مرحلة النمو
القمح	٢٦	بعد تفتح الأزهار
الذرة	٣٨	امتلاء الحبوب
القطن	٤٥	الإزهار والعقد ونمو الثمار
الطماطم	٣٠	بزوغ البادرات
الكرنبيات	٢٩	الإزهار
بقول المواسم الباردة	٢٥	الإزهار
الفول السودانى	٣٤	إنتاج حبوب اللقاح
اللوبيا	٤١	الإزهار
الأرز	٣٤	محصول الحبوب

القدرة المكتسبة على تحمل الانحرافات الحرارية الحادة

إن القدرة المكتسبة على تحمل الانحرافات الحادة فى درجة الحرارة هى صفة معقدة تعتمد على عديد من الخصائص. ويمكن التوصل إلى القدرة على البقاء فى شدٍّ حرارى قاتل بالتعريض لشدٍّ حرارى معتدل غير قاتل. تعرف تلك القدرة المستحثة على البقاء فى شدٍّ قاتل بطبيعته باسم القدرة المكتسبة على تحمل الحرارة acquired thermotolerance فى حالة الصدمة الحرارية (التعرض للحرارة العالية)، وباسم القدرة المكتسبة على تحمل أضرار البرودة acquired chilling tolerance فى المدى الحرارى بين صفر، و ١٥°م، والقدرة المكتسبة على تحمل التجمد acquired freezing tolerance فى حرارة تقل عن الصفر المئوى تتكون فيها البلّورات الثلجية داخل الأنسجة النباتية (Sung وآخرون ٢٠٠٣).

يعنى بتحمل الحرارة العالية thermotolerance قدرة الكائن الحى على البقاء فى حرارة تعد – بالنسبة له – شديدة الارتفاع. والنباتات – كالكائنات الأخرى – تمتلك القابلية لاكتساب القدرة على تحمل الحرارة (التحمل المكتسب للحرارة acquired

thermotolerance) سريعًا – ربما فى خلال ساعات؛ مما يمكنها من البقاء فى حرارة تُعد قاتلة لها. ويتم اكتساب صفة القدرة على تحمل الحرارة العالية تلقائيًّا بصورة ذاتية خلوية، ويكون ذلك – عادة – نتيجة لسبق تعرض النبات لعاملة حرارية غير قاتلة قد تكون لفترة قصيرة. ويؤدى اكتساب النبات لمستوى عالٍ من القدرة على تحمل الحرارة العالية إلى حماية الخلايا والنبات من الحرارة القاتلة التى قد يتعرض لها لاحقًا. كذلك يمكن أن تستحث القدرة على تحمل الحرارة بفعل حدوث زيادة تدريجية فى الحرارة إلى مستوى قاتل. وهذا الاستحثاث يتضمن عددًا من العمليات، منها: تكوين الـ HSPs، ودورات أيض الـ ABA (حامض الأبسيسك)، والـ ROS، والـ SA (حامض السلسيلك). ويعد ذلك كله بمثابة تغيير مؤقت فى برمجة التعبير الجينى المؤثر فى كل تلك الصفات والعمليات، وهو ما يعرف باسم الاستجابة للصدمة الحرارية heat shock response (Wahid وآخرون ٢٠٠٧).

طبيعة الأضرار التى تحدثها الحرارة العالية

تقسم الأضرار التى تنشأ عن تعرض النباتات للحرارة العالية إلى ثلاث فئات، كما يلى:

١– أضرار بسيطة نسبيًّا:

وهى الأضرار التى تترتب على رفع الحرارة العالية لمعدلات كل من النتح والتنفس؛ حيث تؤدى زيادة النتح عن قدرة الجذور على امتصاص الماء من التربة إلى ظهور أضرار الجفاف Drought Injury، بينما تؤدى زيادة معدل التنفس عن معدل البناء الضوئى إلى ظهور أضرار نقص الغذاء Starvation Injury.

وترجع الزيادة الحادة التى تحدث فى معدل النتح – عند ارتفاع درجة الحرارة – إلى عاملين؛ هما:

أ– التأثير المباشر للحرارة على انتشار الماء Diffusion Constant of Water الذى يزيد بارتفاع الحرارة.

ب – زيادة الفارق فى ضغط بخار الماء بين المسافات البينية لأنسجة الورقة والهواء المحيط بها، فنجد – مثلاً – أن ارتفاع حرارة الورقة بمقدار ٥°م مئوية عن حرارة الهواء المحيط بها يعادل حدوث انخفاض فى الرطوبة النسبية للهواء المحيط بها بمقدار ٣٠٪.

ونجد تحت ظروف الحقل أن أضرار الجفاف تكون مصاحبة للحرارة العالية إلى درجة يصعب معها فصل تأثير العاملين فى المحصول، حتى مع توفر الرطوبة الأرضية أحيانًا.

ومن الطبيعى أن يتوقف النمو النباتى عند ارتفاع الحرارة إلى مستوى يقل عن الحرارة التى تقتله فى الحال. وكلما ازدادت فترة تعرض النباتات لدرجة الحرارة التى يتوقف عندها نموه احتاج إلى فترة أطول ليستعيد نموه الطبيعى بعد عودة الحرارة إلى الاعتدال. ويمكن إظهار الضرر التدريجى الذى يحدث إبّان تعرض النباتات للحرارة العالية بقياس معدل التنفس. فبعد فترة من التعرض للحرارة العالية ينخفض معدل التنفس تدريجيًّا إلى أن يتوقف تمامًا مع انتهاء مخزون الغذاء فى النبات، لأن الحرارة المثلى للتنفس تزيد على تلك التى تناسب البناء الضوئى.

٢– أضرار متوسطة الشدة:

ترجع الأضرار المتوسطة الشدة للحرارة العالية إلى تأثيراتها المباشرة على المراحل الأيضية الحساسة للحرارة، والتى يترتب عليها نقص فى أحد المركبات الهامة للنبات، أو تراكم مركبات معينة إلى درجة السمية، مثل تراكم الأمونيا فى الحرارة العالية.

كما يدخل ضمن الأضرار المتوسطة الشدة للحرارة العالية كل من: دنترة البروتينات، وسيولة الدهون (وما يترتب عليها من حدوث أضرار بالأغشية الخلوية)، وفقد الأحماض النووية، وخاصة حامض الـ RNA.

٣– أضرار شديدة:

تحدث الأضرار الشديدة نتيجة لحدوث تفاعلات كيميائية معينة فى درجات الحرارة

الشديدة الارتفاع، يترتب عليها موت الأعضاء النباتية حتى المنخفضة الرطوبة منها، مثل البذور. ومن أمثله هذه التفاعلات زيادة معدل فقد البروتينات عن معدل تمثيلها؛ الأمر الذى يترتب عليه حدوث فقد فى الإنزيمات، وأضرار بالأغشية الخلوية. وقد يحدث الضرر نتيجة زيادة معدل هدم المركبات الهامة، أو نقص معدل تمثيلها، أو لكلا السببين.

وتتميز الأضرار المباشرة للحرارة العالية عن الأضرار غير المباشرة فى أن ظهورها يمكن أن يحدث بعد فترة قصيرة من التعرض للحرارة العالية. ونجد — على سبيل المثال — أن الـ Q_{10} لدنترة البروتين عالٍ جدًّا، حيث يتراوح من ٧١–١٢٠ لعديد من الأنواع المحصولية.

التغيرات الفسيولوجية التى تصاحب الشد الحرارى

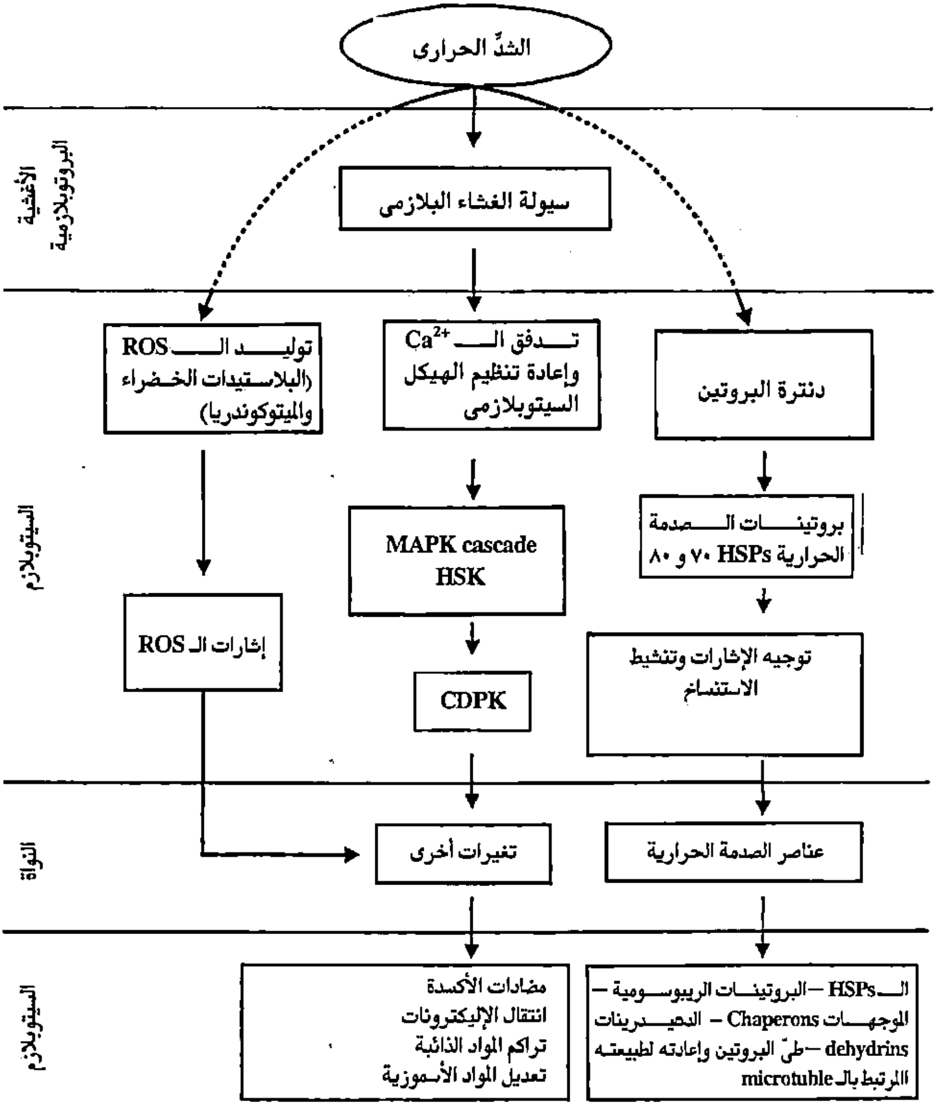
يعد الشدّ الحرارى الذى تسببه الحرارة العالية مشكلة زراعية كبيرة فى كثير من المناطق بالعالم؛ فيمكن للحرارة العالية — سواء أكانت عرضية أم مستمرة – أن تُحدث تغيرات كثيرة مورفولوجية وتشريحية وفسيولوجية وكيميائية حيوية؛ وهى التى تؤثر فى النمو والتطور، وتقود إلى خفض كبير فى المحصول الاقتصادى. ويمكن الحد من التأثيرات السيئة للشدّ الحرارى بتربية أصناف جديدة قادرة على تحمل تلك الظروف، ويتعين لتحقيق هذا الهدف الإلمام الكامل بالاستجابات الفسيولوجية النباتية للحرارة العالية، وآليات تحمل الحرارة، والاستراتيجيات الممكنة لتحسين تحمل النباتات للحرارة العالية.

يؤثر الشدّ الحرارى على النمو النباتى فى جميع مراحل تطوره، إلاّ أن الحد الحرارى يختلف كثيرًا بين مختلف مراحل النمو. فمثلاً .. قد تبطه الحرارة العالية إنبات البذور أو تمنعه كلية حسب النوع النباتى ومستوى الشدّ، وفى المراحل التالية قد تؤثر الحرارة العالية سلبًا على البناء الضوئى، والتنفس، والعلاقات المائية، وثبات الأغشية، ومستويات الهرمونات ومنتجات الأيض الأولية والثانوية. كذلك نجد فى

جميع مراحل التطور النباتى أن الاستجابة للشدّ الحرارى تتضمن تحفيز التعبير عن مجموعة من بروتينات الصدمة الحرارية heat shock proteins، وبروتينات أخرى ذو علاقة بالشدّ، وإنتاج المركبات النشطة فى تفاعلات الأكسدة reactive oxygen species (اختصارًا: ROS).

وتُحدث الحرارة العالية جدًّا أضرارًا شديدة بالخلايا، وقد تموت فى خلال دقائق نتيجة لحدوث انهيار مدمر لنظام الخلية. وفى درجات الحرارة المتوسطة الارتفاع قد لا تحدث الأضرار أو يحدث موت للخلايا إلا بعد فترة طويلة من التعرض لها. ومن الأضرار المباشرة للحرارة العالية دنترة البروتين وتكتله، وزيادة سيولة دهون الأغشية الخلوية. أما الأضرار غير المباشرة — والتى تكون أبطأ حدوثًا — فتشمل تثبيط الإنزيمات فى البلاستيدات الخضراء والميتوكوندريا، وتثبيط تمثيل البروتين، وتحلل البروتين، وفقد لسلامة وتمام الأغشية البروتوبلازمية. كذلك يؤثر الشدّ الحرارى على سلامة الـ microtubules. تؤدى هذه الأضرار فى نهاية الأمر إلى فقر شديد فى الغذاء المجهز، وتثبيط للنمو، وخفض فى تدفق الأيونات، وإنتاج مركبات سامة ومواد نشطة فى الأكسدة ROS.

وبعد التعرض للحرارة العالية مباشرة وتلقى الإشارات الدالة عليها تحدث تغيرات على المستوى الجزيئى تحور التعبير الجينى وتراكم الدنا الناسخ؛ مما يقود إلى تمثيل البروتينات ذات العلاقة بحالة الشدّ كإستراتيجية لتحمل الشدّ (شكل ٥-١). ويُعد التعبير عن بروتينات الصدمة الحرارية heat shock proteins (اختصارًا: HSPs) أحد أهم استراتيجيات التأقلم. تتراوح الـ HSPs فى الكتلة الجزيئية بين حوالى ١٠ إلى ٢٠٠ كيلو دالتون kDa، ولها وظائف حافظة chaperone functions، وتلعب دورًا فى إعطاء إشارات التشفير خلال الشدّ الحرارى. وتؤدى قدرة التحمل العائدة إلى الـ HSPs إلى تحسين الخصائص الفسيولوجية لعمليات مثل البناء الضوئى، وتقسيم توزيع الغذاء المجهز، واستخدامات الماء والعناصر، وثبات الأغشية البروتوبلازمية؛ مما يجعل نمو وتطور النبات ممكنًا (Wahid وآخرون ٢٠٠٧).



شكل (٥–١): التغيرات الفسيولوجية التى تصاحب الشدّ الحرارى (عن Wahid وآخرين ٢٠٠٧).

MAPK, vmitogen activated protein kinases,
HAMK, heat shock activated MAPK,
HSPs, heat shock proteins,
HSK, histidine kinase.
ROS, reactive oxygen species,
HSE, heat shock element,
CDPK, calcium dependent protein kinase, and

وسائل حماية النباتات لنفسها من أضرار الحرارة العالية

تقوم النباتات بحماية نفسها من أضرار الحرارة العالية بإحدى وسيلتين، هما:

١- تفادى أضرار الحرارة Heat Avoidance:

لا يعنى تفادى النبات لأضرار الحرارة العالية أن تكون درجة حرارته أقل من درجة حرارة الهواء المحيط، وإنما أن يكون النبات قادرًا على البقاء فى درجات حرارة لا تتحملها نباتات أخرى، وهو ما يحدث بالوسائل التالية:

أ- العزل الحرارى Insulation:

وهو ما يحدث فى جذوع الأشجار الكبيرة بفعل طبقة القلف السميكة التى توجد فيها.

ب- انخفاض معدل التنفس:

ربما لا يكون هذا العامل مهما فى الأوراق (حيث يكون تأثيره قليلاً جدًّا مقارنة بالحرارة التى تكتسبها الأوراق من جراء تعرضها للأشعة الشمسية)، ولكنه يكتسب أهمية كبيرة فى أعضاء التخزين الشحمية.

جـ- عدم اكتساب الأوراق الطاقة الضوئية الساقطة عليها:

يتحقق ذلك من خلال ظاهرة الانعكاس Reflectance، والنفاذية Transmissivity، علمًا بأن وجود الشعيرات الزغبية وغيرها من الزوائد الورقية يزيد من ظاهرة انعكاس الضوء. وتتأثر النفاذية بلون الأوراق وسمكها، حيث تزيد فى الأوراق ذات اللون الأخضر الفاتح والقليلة السمك.

ومن العوامل الأخرى المؤثرة فى هذا الشأن اتجاه وضع الأوراق وحركتها.

د- التبريد بالنتح Transpirational cooling:

يعتقد أن النتح يزيل نحو ٢٣٪ من الحرارة التى يكتسبها النبات خلال فترة منتصف النهار، وتتوقف مدى فاعليته على سرعة الرياح، ودرجة الحرارة، والرطوبة النسبية. فعن طريق النتح يمكن أن تنخفض حرارة الورقة عن حرارة الهواء المحيط بها بمقدار ١٠

درجات مئوية أو أكثر. وفى قطن بيما Pima يـزداد عقـد اللـوز ويـزداد المحـصول فـى الأصناف المتحملة للحرارة العالية، فى الوقت الذى يزداد فيهـا توصيل الثغـور والقـدرة على البناء الضوئى. ومع زيادة درجة توصيل الثغور يقل الارتفاع فى حرارة الأوراق (عـن Hall ١٩٩٢).

ولقد وجدت فى القمح تباينات كبيرة بين الأصـناف فـى قـدرة أوراقهـا علـى خفـض حرارتها canopy temperature، حيث يمكن أن يصل الانخفـاض فـى بعـض التراكيـب الوراثية إلى ١٠ درجات مئوية أقل من حرارة الهواء المحـيط فـى الجـو الحـار والرطوبـة المنخفضة. وترتبط تلك الخاصية بتحمل الحرارة العالية، ويمكن قياسها — بالـ infrared thermometry، إلاّ أن تلـك الاختلافـات لا يمكـن تحديـدها فـى الجـو الرطـب، الـذى ينخفض فيه تبريد الأوراق بالبخر إلى درجة لا يعتد بهـا. وعلـى الـرغم مـن ذلـك، فـإن الأوراق تبقى على ثغورها مفتوحة لتسمح بدخول ثانى أكسيد الكربون، ويمكـن أن تقـود الاختلافات فى تثبيت ثانى أكسيد الكربون إلى اختلافـات فـى درجـة توصـيل الثغـور، وهى الصفة التى يمكن قياسها باستعمال porometer (Reynolds وآخرون ٢٠٠١).

٢- تحمل الحرارة Heat Tolerance:

فى حالة تحمل الحرارة نجد أن الأنسجة التى ترتفع حرارتها تحـافظ علـى وظـائف حيوية معينة تكون ضرورية لعملية التحمل قد يكون منها: زيادة معدل البنـاء الـضوئى، ونقص معدل التنفس، وعدم تراكم الـسموم أو إبطـال مفعولهـا، ووجـود بعـض المركبـات الهامة بتركيزات عاليـة؛ فـلا يترتـب علـى نقـصها قلـيلاً — بفعـل الحـرارة العاليـة — تأثيرات ضارة على النبات. كما قد يحدث التحمل للحرارة العالية نتيجـة زيـادة ثبـات البروتينات تحت هذه الظروف، أو سرعة عودتها إلى حالتها الطبيعية إذا ما حدثت لها دنترة جزئية.

ومن أهم آليات تحمل الحرارة، ما يلى:

أ- ثبات الأغشية البلازمية تحت ظروف الشدّ.

ب- الثبات الحرارى للـ photosystem II.

جـ- سرعة انتقال نواتج البناء الضوئى.

د- حركة مخزون الساق من الغذاء المخزن فيه.

هـ- التنظيم الأسموزى (Singh ١٩٩٣).

إن القدرة على استمرار عملية البناء الضوئى بمعدلات عالية فى ظروف الشدِّ الحرارى ترتبط إيجابيًّا بتحمل الحرارة. وتتأثر تلك القدرة فى القمح – على سبيل المثال – بصفة بقاء الأوراق خضراء حتى مرحلة متأخرة من التطور النباتى (صفة stay-green)، فضلاً عن وجود تباينات واسعة بين أصناف القمح فى المحتوى الكلوروفيلى للأوراق وفى معدل البناء الضوئى فى ظروف الشدِّ الحرارى. وترتبط صفة تحمل الحرارة – كذلك – بدرجة توصيل الثغور فى ورقة العلم. ومن بين الصفات التى ترتبط بتحمل الحرارة درجة ثبات الأغشية البروتوبلازمية تحت ظروف الشدِّ (التى يعبر عنها بدرجة التسرب الأيونى)، وهى التى قيست فى ورقة العلم وقت تفتح الأزهار، والتى وجد أنها ترتبط بدرجة الثبات فى طور البادرة (Reynolds وآخرون ٢٠٠١).

الأساس الفسيولوجى لتحمل الحرارة العالية

تُظهر بعض الأنواع النباتية تحملاً كبيرًا للحرارة العالية من خلال ظواهر فسيولوجية محددة، لعل أبرزها أيض حامض الكراسيولاسيان Crassulacean Acid Metabolism (تكتب اختصارًا: CAM). ففى هذه الحالة (حالة الـ CAM) تغلق الثغور فى أشد ساعات النهار حرارة. كما أن النباتات ذات مسار البناء الضوئى C_4 أكثر تحملاً للحرارة العالية عن النباتات ذى المسار C_3؛ لأن الأولى أكثر كفاءة فى الاستفادة من التركيزات المنخفضة لغاز ثانى أكسيد الكربون فى المسافات البينية للخلايا. كذلك تتوفر بين النباتات الـ C_4 – التى تتباين فى تحملها للحرارة العالية – اختلافات فى مدى ثبات إنزيم RuBP carboxylase فى ظروف الحرارة العالية، وفى كفاءة تمثيل الغذاء المجهز بها، وانتقاله إلى الأعضاء الأكثر تأثرًا بالحرارة

العالية. هذا .. إضافة إلى صفات فسيولوجية أخرى عديدة تلعب دورًا هامًّا فى تحمل النباتات للشدِّ الحرارى.

إن النباتات تستجيب للشدِّ الحرارى بعدد من الآليات التى تتعامل بها مع الحرارة العالية، منها: المحافظة على ثبات الأغشية البروتوبلازمية، والتخلص من الـ ROS، وإنتاج مضادات الأكسدة، وتراكم وتعديل المركبات الذائبة المتوافقة compatible solutes، واستحثاث تفاعلات إنزيم البروتين كينيز المَنشِّط بالميتوجن mitogen-activated protein kinase (اختصارًا: MAPK) وإنزيم البروتين كينيز المعتمد على الكالسيوم calcium-dependent protein kinase (اختصارًا: CDPK)، وتنشيط الإشارات المرافقة chaperone signaling والتشفير الوراثى transcription. تُمكِّن هذه الآليات – التى تتم على المستوى الجزيئى – النباتات على تحمل الشدِّ الحرارى. واعتمادًا على الفهم الكامل لهذه الآليات تُخَطَّط الاستراتيجيات الوراثية الممكنة لتحسين القدرة على تحمل الشدِّ الحرارى متضمنة بروتوكولات التربية الجزيئية التقليدية والحديثة والهندسة الوراثية. وبينما لا توجد حاليًّا سوى أمثلة قليلة لحالات الشدِّ الحرارى التى طورت من خلال برامج تربية النبات التقليدية، فإن النجاح فى عمليات التحول الوراثى لهذا الغرض مازال محدودًا بسبب محدودية تيسر الجينات التى يُعرف بإكسابها النباتات قدرة على تحمل الشدِّ الحرارى (Wahid وآخرون ٢٠٠٧).

أيض حامض الكراسيولاسيان CAM

يتميز الـ CAM بحدوث تغيرات يومية فى محتوى الأحماض العضوية، يقابلها تغيرات عكسية فى المواد الكربوهيدراتية؛ فنجد أن حامض الماليك يتراكم تدريجيًّا أثناء الظلام، بينما تختفى المواد الكربوهيدراتية. ويعقب ذلك – خلال فترة الضوء التالية – اختفاء حامض الماليك وظهور المواد الكربوهيدراتية نتيجة لتمثيل غاز ثانى أكسيد الكربون – الناتج من حامض الماليك – بواسطة النباتات ذات المسار الأيضى C_3. وعليه .. فإن الـ CAM يعرَّف بأنه "تدفق الكربون" Carbon Flow من خلال حامض الماليك

المتكون فى الظلام؛ حيث يصبح حامض الماليك هو مصدر الكربون لتمثيل غاز ثانى أكسيد الكربون فى عملية البناء الضوئى.

كذلك يتميز الـ CAM بأن الثغور تفتح ليلاً وتغلق نهارًا، وبذا .. فإن غاز ثانى أكسيد الكربون الخارجى يخزن فى حامض الماليك ليلاً، ثم يستعمل فى البناء الضوئى فى النباتات ذات المسار C_3 خلال النهار التالى.

وأخيرًا .. فإن النباتات التى يحدث فيها الـ CAM تتميز أيضًا بكونها عصيرية، وباحتواء أوراقها وسيقانها على عدة طبقات من الهيبودرمز hypoderms التى تحيط بخلايا برانشيمية كبيرة تحتوى على بلاستيدات خضراء، ويوجد فيها فجوات كبيرة لخزن الماء، وكمية صغيرة من السيتوبلازم المحيط بتلك الفجوات. ويعتقد أن الـ CAM يحدث فى هذه الخلايا، وأن الفجوات الكبيرة التى توجد بها هى لتخزين حامض الماليك.

ونظرًا لانغلاق الثغور أثناء النهار فى النباتات اتى يحدث فيها الـ CAM .. فإن حصة النتح Transpiration Ration (وهى نسبة وزن الماء المفقود بالنتح إلى وزن الكربون المكتسب بالبناء الضوئى) تكون منخفضة فيها؛ حيث تتراوح من ٤٠–٧٢، مقارنة بنحو ١٠٠–٣٠٠ فى النباتات ذات المسار C_4، وأكثر من ٥٠٠ فى النباتات ذات المسار C_3 التى لا يحدث فيها الـ CAM.

البناء الضوئى ذو المسار C_4

للمسار البنائى C_4 مميزات خاصة فى ظروف الحرارة العالية والجفاف – مقارنة بالمسار C_3 – فهو يفيد فى تركيز غاز ثانى أكسيد الكربون فى خلايا الحزم؛ الأمر الذى يسمح باستمرار دورة كالفن Calvin Cycle فى ظروف أفضل بالنسبة لتركيز غاز ثانى أكسيد الكربون المُحَدِّد لمعدل البناء الضوئى أثناء ارتفاع درجات الحرارة.

وبرغم أن هذه الخاصية التى توجد فى النباتات الـ C_4 تزداد أهميتها للنبات مع ارتفاع درجة الحرارة – وخاصة عندما يكون هذا الارتفاع مصاحبًا بزيادة فى شدة

الإضاءة — إلاّ أنه تقل أهميتها فى الحرارة المنخفضة، وتنعدم تمامًا فى الإضاءة الضعيفة. ومع ذلك فلا تعرف أية مساوئ للمسار الأيضى C_4.

ويعرف المسار الأيضى C_4 فى عديد من العائلات النباتية، كما يوجد كلا المساريين — الـ C_3 والـ C_4 — فى عدد من الأجناس، مثل الجنس *Atriplex*. وبالتهجين بين نوعين تابعين له، هما: *A. rosa* ذو المسار C_4، و *A. triangularis* ذو المسار C_3 كان الجيل الأول وسطًا بينهما فيما يتعلق بخصائص ونشاط الإنزيمات المسئولة عن البناء الضوئى. وبرغم أن عدد الجينات التى تتحكم فى كل مكوّن من مكونات المسار البنائى قليل، إلاّ أن الصفة نفسها تبدو كمية ومعقدة.

التباين فى ثبات إنزيم RuBPcase فى الحرارة العالية

إن الإنزيم الرئيسى فى عملية البناء الضوئى فى النباتات ذات المسار C_3 هو ribulose bisphosphate carboxylase (اختصارًا: RuBPcase)، وهو إنزيم حساس للحرارة العالية. وتوضح الدراسات التى أجريت فى هذا الشأن وجود اختلافات وراثية فى مدى ثبات هذا الإنزيم بين الأصناف التى تختلف فى مدى تحملها للحرارة العالية.

فمثلاً .. تعقد ثمار صنف الطماطم سالادت Saladette فى الحرارة العالية نسبيًّا، بينما لا يحدث ذلك فى الصنف الحساس روما Roma، وقد أرجع ذلك — جزئيًّا — إلى اختلاف الصنفين فى مدى تأثر البناء الضوئى فيهما بالحرارة العالية، حيث كان الصنف سالادت أقل تأثرًا. وبمقارنة نشاط إنزيم RuBPcase فيهما .. وجد أن تعريض الإنزيم خارج النبات *in vitro* لحرارة ٥٠°م لمدة ساعة خفض نشاطه بمقدار ٧٥٪ فى الصنف روما، بينما لم يكن للمعاملة أية تأثيرات على نشاطه فى الصنف سالادت.

التباين فى كفاءة انتقال الغذاء المجهز إلى الأعضاء النباتية الأكثر تأثرًا بالحرارة العالية

تلعب القدرة على نقل الغذاء المجهز — بكفاءة عالية — تحت ظروف الحرارة العالية

دورًا هامًّا فى النباتات التى تزرع لأجل ثمارها أو بذورها. فمن المعروف أن سقوط الأزهار والثمار الحديثة العقد يعد أمرًا شائع الحدوث فى درجات الحرارة العالية، وتلزم زيادة كفاءة انتقال الغذاء من أماكن تصنيعه بالأوراق إلى تلك الأعضاء النباتية لتجنب سقوطها؛ نظرًا لزيادة معدل التنفس؛ ومن ثم زيادة استهلاك المواد الكربوهيدراتية أثناء ارتفاع درجة الحرارة.

ولقد وجد أن صنف الطماطم سالاديت — الأكثر قدرة على العقد فى الحرارة العالية عن الصنف الحساس روما — أكثر كفاءة فى نقل الغذاء المجهز من الأوراق إلى الأزهار والثمار الحديثة العقد أثناء ارتفاع درجة الحرارة. وتتوفر أدلة على أن هذا التحسن فى كفاءة انتقال الغذاء المجهز فى الصنف سالاديت مرده إلى زيادة سرعة تحلل السكروز المتوفر بأوراقه إلى فركتوز وجلوكوز، حيث ارتبط معدل انتقال المواد الكربوهيدراتية بقوة بنسبة السكروز: الفركتوز والجلوكوز. كذلك نقص محتوى الأوراق من النشا — فى هذا الصنف — بسرعة كبيرة فى الحرارة العالية مقارنة بالصنف روما؛ مما يدل على أن الغذاء المجهز ينتقل — فى الصنف سالاديت — بمعدلات عالية من أماكن تصنيعه إلى حيث تحتاج إليه الأزهار والثمار الحديثة العقد خلال فترات ارتفاع درجات الحرارة.

ويرتبط بهذا الأمر — كذلك — ما وجد من بطء تكوّن الكالوس فى الأنابيب الغربالية للصنف سالاديت — خلال فترات ارتفاع الحرارة — مقارنة بما يحدث فى الصنف روما الحساس للحرارة.

التباين فى استجابة إنزيم Nitrate Reductase للحرارة العالية

أوضحت دراسة أجريت على ثلاث سلالات من الذرة مرباة تربية داخلية وحساسة للحرارة العالية، وثلاث أخرى أكثر تحملاً للحرارة وجود اختلافات بينها فى نشاط كل من إنزيمى Nitrate Reductase، و Nitrite Reductase، حيث لم يثبط نشاط إنزيم الـ Nitrate Reductase فى السلالات المتحملة للحرارة، وفى إحدى السلالات الحساسة — لدى تعريضها لحرارة ٤٠–٤٥°م — مقارنة بالسلالتين الحساستين الأخريين (عن Stevens ١٩٨١).

تمثيل بروتينات الصدمة الحرارية

إن الاستجابة للصدمة الحرارية هي تفاعل يسببه تعرض نسيج من كائن حي أو خلايا لشدٍّ مفاجئ، ويعَبَّر عنه بتعبير عابر في بروتينات الصدمة الحرارية heat-shock proteins (اختصارًا: HSPs). ويعد التركيب الأولى لهذا البروتين ثابتًا في كائنات متباينة من البكتيريا ووحيدات الخلية حتى النباتات والحيوانات. ولذا .. يُعتقد بعلاقتها الوثيقة بحماية الكائنات الحية من الشدّ الحراري.

ويعتمد حث إنتاج الـ HSPs على الحرارة التي ينمو عليها الكائن الحيّ بصورة طبيعية. وفي النباتات الراقية تستحث الـ HSPs – بصورة عامة – بالتعرض لحرارة ٣٨–٤٠°م لمدة قصيرة. وتتواجد الـ HSPs بأحجام جزيئية متباينة، وجميعها تتميز بارتباطها ببروتينات غير ثابتة التركيب البنائي. وتلعب تلك البروتينات أدوارًا فسيولوجية هامة كموجهات chaperons جزيئية. وبالإضافة لوظائفها في طيّ البروتينات بعد التعبير عنها مباشرة، وتحويل البروتينات إلى تراكيب مناسبة للانتقال عبر الأغشية البروتوبلازمية، فإنها تمنع تكتل البروتينات المدنترة، وتحفز إعادة جزيئات البروتينات المتكتلة إلى طبيعتها. ولهذه الوظائف للـ HSPs علاقة وثيقة بالمقاومة للحرارة وأنواع أخرى متباينة من حالات الشدّ البيئي.

تقسم الـ HSPs إلى خمس فئات على أساس اختلافها في الوزن الجزيئي، وهي HSP100، و HSP 90، و HSP 70، و HSP 60، و الـ HSPs ذات الوزن الجزيئي الصغير sm HSP، وهي تتواجد في كل من السيتوبلازم وعضيات الخلية مثل النواة، والميتوكوندريات، والبلاستيدات الخضراء، والشبكة الإندوبلازمية.

وتعد الـ HSPs ذات الوزن الجزيئي المنخفض (١٥–٣٠ كيلو دالتون kDa) أكثرها تنوعًا. فمثلاً .. يعمل الـ HSP 18.1 في البسلة (وهو سيتوبلازمي من class 1 sm HSP) على منع تكتل البروتينات التي تكون مدنترة بفعل الحرارة، وإعادة تنشيطها.

ويتميز الـ HSP 70 بثبات تركيبه الأولى عبر عديد من أنواع الكائنات الحية، وهو

يعمل كموجه جزيئى؛ فيعطل تفاعل جزيئات البروتينات فيها وفيما بينها؛ فهو — مثلاً — يُسهِّل انتقالها عبر الغشاء البروتوبلازمى، ويربطها بالشبكة الإندوبلازمية، ويمنع تكتل البروتينات المدنترة. وجميع هذه الوظائف تعتمد على الـ ATP. ويعتقد كذلك أن للـ HSP 100، و HSP 90 وظائف مماثلة كموجهات جزيئية، ولكن لا توجد دلائل قوية على ارتباطها بالشدِّ الحرارى فى النباتات.

وإلى جانب الصدمة الحرارية، فإنه تعرف HSPs يُستحث إنتاجها بفعل الشدِّ الأسموزى والملحى، وشد نقص الأكسجين، وبتأثير مركبات الزرنيخ ومركبات كيميائية أخرى، وبفعل هرمونات نباتية مثل حامض الأبسيسك والإثيلين. ويكون لتلك البروتينات دورًا — فى تلك الحالات — فى منع دنترة البروتين، وإعادته إلى طبيعته؛ ومن ثم زيادة تحمل بعض حالات الشدِّ مثل شدِّ الملوحة وشدِّ الجفاف (Iba ٢٠٠٢).

ولقد أمكن التعرف فى الجزر على جين يشفر لتمثيل بروتين الصدمة الحرارية HSP 17.7، الذى يلعب دورًا هامًّا فى قدرة خلايا ونباتات الجزر على تحمل الشدِّ الحرارى (عن Malik وآخرين ١٩٩٩).

أهمية ثبات الأغشية البروتوبلازمية

يُستدل من عدة دراسات على وجود علاقة بين ثبات الأغشية البروتوبلازمية فى الحرارة العالية — كما يستدل عليها من قياسات التسرب الأيونى من الأقراص الورقية — وبين القدرة على تحمل الحرارة العالية. ثبت ذلك فى عديد من المحاصيل، منها — على سبيل المثال — القمح، والذرة الرفيعة، والطماطم، وفول الصويا، والفاصوليا، والبطاطس (عن Hall ١٩٩٢).

ويرتبط ثبات الأغشية البروتوبلازمية بمدى سيولتها. ويتحدد مدى سيولة تلك الأغشية (membrane fluidity) بكل من التركيب الدهنى للغشاء، ودرجة تشبع دهون الغشاء، ودرجة الحرارة. وتعد التغيرات التى تحدثها الحرارة فى سيولة الأغشية أحد

النواتج الفورية لحالات الشدِّ الحرارى، وقد تشكل موقعًا لتلقى تأثيرات الشدِّ. ويستدل على أهمية سيولة الأغشية البلازمية فى تحمل الشدِّ الحرارى من عدد من الدراسات. فمثلاً .. وجدت فى فول الصويا طفرة تتسبب فى نقص فى عدم تشبع الأحماض الدهنية، وكانت متحملة بقوة لشدِّ الحرارة العالية. أما فى شدِّ البرودة فيبدو أن الزيادة فى درجة عدم تشبع الأحماض الدهنية تعد عاملاً حاسمًا لقيام الأغشية بوظيفتها بكفاءة تحت تلك الظروف (Sung وآخرون ٢٠٠٣).

أهمية كالسيوم العصير الخلوى

يزداد تركيز الكالسيوم الموجود فى العصارة الخلوية cytosolic Ca^{2+} بحدة لدى حدوث انخفاض أو ارتفاع حاد فى درجة الحرارة، إلاّ أن ديناميكية التغيرات فى تركيز الكالسيوم بالعصارة يختلف فى حالة التعرض للحرارة العالية عنها فى حالة التعرض للبرودة، فنجد أن تركيز الكالسيوم العصارى يرتفع فى خلال دقائق من التعرض لصدمة البرودة، بينما يبدأ فى الزيادة خلال مرحلة العودة إلى الوضع العادى بعد التعرض لصدمة حرارية.

يبدو — كذلك — أن تركيز كالسيوم العصارة الخلوية يرتبط باكتساب خاصية التحمل للشدِّ الحرارى، فالمعاملة الحرارية المعتدلة التى تستثير تطوير التحمل الحرارى المكتسب تمنع الارتفاع فى كالسيوم العصير الخلوى بعد التعرض للشدِّ الحرارى، كذلك فإن تحضين النباتات فى حرارة منخفضة — يمكن أن تحفز تطوير تحمل برودة مكتسب — يحفز الارتفاع الثانى فى تركيز كالسيوم العصير الخلوى الثنائى الارتفاع (bi-modal) الذى يواكب صدمات البرودة (Sung وآخرون ٢٠٠٣).

تشابه الاستجابات الفسيولوجية لتحمل كل من الشدِّ الحرارى وشدِّ البرودة

أظهر الفحص المقارن للاستجابات النباتية لكل من الحرارة العالية والمنخفضة تشابهًا

فى بعض الخصائص واختلافًا فى خصائص أخرى. ويدل وجود استجابات أيضية وفسيولوجية متماثلة على أن بعض عوامل القدرة على التحمل تستجيب لكل من شدّ الحرارة العالية والحرارة المنخفضة.

فمثلاً .. نجد أن الأيض المضاد للأكسدة والشدّ التأكسدى الذى يسببه العناصر النشطة فى الأكسدة active oxygen species (اختصارًا: AOS) يشكل جانبًا رئيسيًّا من الشدّ الحرارى فى النباتات، كما وجد ارتباط مماثل بينها وبين شدّ البرودة. ومن الاستجابات الأخرى الشائعة فى حالات مختلفة من الشدّ إنتاج المواد الذائبة المتوافقة compatible solute production، التى يعتقد بأنها تثبت البروتينات، وتثبت تركيب الأغشية الثنائى الطبقة، وتوفر مواد أسموزية غير سامة، وديهيدرينات dehydrins، وبروتينات لا تعرف لها وظيفة، بالإضافة إلى بروتينات الصدمة الحرارية. ومن بين بروتينات الصدمة الحرارية يلعب HSP 101 دورًا رئيسيًّا وخاصًّا فى تحمل الشدّ الحرارى (Sung وآخرون ٢٠٠٣).

ولقد تأكد توافق تحمل الشدّ الحرارى مع تحمل شدّ البرودة فى كل من الفاصوليا الخضراء، والشوفان، والذرة، واللوبيا، إلا أن ذلك التوافق ليس عامًّا حتى فى المحاصيل التى أسلفنا بيانها. فمثلاً .. لم تكن سلالة الفاصوليا Haibushi التى أُنتجت لتحمل الحرارة العالية متحملة للحرارة المنخفضة، ولم يوجد ارتباط بين تحمل الإنبات فى الحرارة المنخفضة وتحمل الحرارة فى اللوبيا (عن Rainey & Griffiths ٢٠٠٥).

تحديات التربية لتحمل الحرارة العالية

أوضحت كثير من الدراسات الوراثية أن معظم حالات تحمل ظروف الشدّ البيئى معقدة، ويتحكم فيها أكثر من جين، وتتأثر بشدة بالتباينات البيئية، وتوجد دائمًا صعوبة تواجه التحمل كميًّا. فنجد أن الانتخاب المباشر تحت ظروف الحقل يؤثر سلبيًّا على مدى دقة المحاولات ومدى قابليتها للتكرار. وغالبًا .. لا يمكن ضمان تكرار ظروف

الحرارة العالية فى الدراسات الحقلية. كذلك فإن تحمل الشدّ حقيقة ترتبط بمراحل معينة من النمو، فالتحمل فى أحد مراحل النمو قد لا يرتبط بالتحمل فى مراحل النمو الأخرى. ويعنى ذلك ضرورة تقييم التحمل فى كل مرحلة من مراحل النمو على حدة، ليس فقط لأجل تقييم التحمل وتعرفه، ولكن – كذلك – لأجل تحديد المكونات الوراثية للتحمل فى مختلف مراحل النمو، وتعرف كيفية تداولها. ويفيد التقييم فى البيوت المحمية التى يمكن التحكم فى درجة حرارتها فى التغلب على مشكلتى عدم ضمان استمرار الحرارة المرتفعة، والتحكم الحرارى فى مختلف مراحل النمو، كما أن البيوت المحمية تيسر – كذلك – التحكم فى حرارة الليل.

وغالبًا ما تتطلب التربية لتحمل الحرارة العالية اللجوء إلى الجيرمبلازم البرى الذى يكون محملاً بصفات كثيرة غير مرغوب فيها. ويجب ألا يقتصر الانتخاب على صفة التحمل فقط، وإنما – كذلك – صفة النمو الجيد والإنتاج العالى فى كل الظروف. ولكن يصعب – أحيانًا الجمع بين كل هذه الصفات؛ ففى الطماطم – مثلاً – نجد أن السلالات والأصناف القادرة على العقد فى الحرارة العالية يكون نموها الخضرى ضعيفًا لاتجاهها نحو النمو الزهرى الغزير، وتكون ثمارها صغيرة الحجم بسبب التأثير السلبى للحرارة العالية على إنتاج الأوكسين بالثمار (Wahid ٢٠٠٧).

وقد يمكن – مستقبلاً – الاستفادة من ظاهرة التكاثر اللاإخصابى الاختيارى facultative apomixes (وهى ظاهرة تكوين البذور من الأنسجة الأمية دونما حاجة إلى حبوب اللقاح) فى تربية أصناف قادرة على العقد فى الظروف الحرارية التى لا تسمح به. وسوف يتطلب الأمر الاستعانة بالهندسة الوراثية لنقل مجموعة الجينات التى تتحكم فى تلك الصفة. وإلى جانب الحصول على عقد جيد فى الظروف الحرارية غير المناسبة للعقد، فإنه يكون بالإمكان الاستعانة بظاهرة التكاثر اللاإخصابى الاختيارى فى إنتاج هجن أقل تكلفة، كما يكون من الممكن للمزارع الاستمرار فى إكثارها بنفسه لعديد من الأجيال دونما حاجة إلى شراء البذور سنويًا كما هو الحال فى الأصناف الهجين العادية (Hall ٢٠١١).

طرق التقييم لتحمل الحرارة العالية

بيئات التقييم لتحمل الشدّ الحرارى

يمكن إجراء التقييم لتحمل الحرارة العالية فى أى من البيئات التالية:

١- فى الحقول تحت ظروف الطبيعة:

تلك هى أبسط الطرق وأرخصها، إلا أن كفاءتها تعتمد على مدى تكرارية الشدّ الحرارى من سنة لأخرى، وهى لا تناسب الانتخاب لتحمل الحرارة خلال فترة أو مرحلة معينة من تطور النمو النباتى؛ لأن ذلك أمر لا يمكن تأمينه، وخاصة أنه يكون مطلوب استمراره على مدى سنوات برنامج التربية. كما أن مختلف التراكيب الوراثية قد تصل إلى تلك المرحلة – التى يتعين الانتخاب عندها فى ظروف الشدّ الحرارى – فى توقيتات مختلفة. وقد يمكن تعليم النباتات التى وصلت إلى المرحلة المناسبة للانتخاب (مثل مرحلة تفتح الأزهار) عند ارتفاع الحرارة، وقصر الانتخاب عليها بعد ذلك.

ومن العيوب الأخرى للتقييم فى الظروف الطبيعية صعوبة فصل تأثير الحرارة العالية عن تأثير الجفاف الذى يسود – غالبًا – فى تلك الظروف.

٢- فى الظروف الحقلية غير الطبيعية:

يتم التحايل على عدم توفر الظروف المناسبة للتقييم بإجرائه فى مواقع معينة تتوفر فيها تلك الظروف، أو فى غير أوقات الزراعة الطبيعية، مثل زراعة القمح صيفًا فى المناطق المعتدلة.

٣- فى البيئات المتحكم فيها:

ويعنى بذلك البيئات التى يمكن التحكم الحرارى فيها، مثل الصوبات وحجرات النمو؛ حيث يمكن تحديد مدى الشدّ الحرارى وموعده (عن Singh ١٩٩٣).

تستخدم البيوت المحمية فى دراسات تحمل الحرارة العالية حيث تكون الحرارة بداخلها – صيفًا – أعلى من حرارة الهواء الخارجى، إلا أن فائدة استخدام البيوت المحمية فى هذا المجال تكون أعظم إن كانت البيوت مزودة بنظام للتحكم فى كل من

درجة الحرارة (ليلاً ونهارًا) والفترة الضوئية. وقد استخدمت البيوت المحمية فى عمليات التقييم والانتخاب لتحمل الحرارة العالية فى كل من الطماطم واللوبيا (عن Hall ١٩٩٢).

أما حجرات النمو فإنها غالبًا ما تستخدم لإجراء قياسات فسيولوجية معينة ذات صلة بتحمل الشدِّ الحرارى.

ويتعين فى جميع البيئات السابقة عدم تعريض النباتات لشدٍّ جفافى، وهو الذى يصاحب — عادة — الشدِّ الحرارى، كما يجب توفير رطوبة عالية (طبيعية) فى البيئات المبرمجة بواسطة أجهزة رفع الرطوبة humidifiers فى حجرات النمو، وبأجهزة توليد الضباب أو الرذاذ فى الصوبات.

٤- فى بيئات *in vitro*:

يمكن إجراء بعض الاختبارات لتحمل الحرارة العالية فى أنابيب اختبار، مثل اختبار ثبات الأغشية البلازمية بطريقة التوصيل الكهربائى، ومنها أيضًا الانتخاب فى مزارع الأنسجة.

وقد أمكن — على سبيل المثال – انتخاب نباتات قطن مقاومة للحرارة بمعاملة مزارع الكالس بحرارة عالية وصلت إلى ٤٥ °م، حيث تجدد نمو النباتات المقاومة من الخلايا التى تحملت المعاملة الحرارية، إلاّ أن كثرة حدوث المظاهر السيتولوجية غير الطبيعية فى تلك النباتات أحدثت خفضًا شديدًا فى خصوبتها (عن Remotti ١٩٩٨).

٥- النمو تحت ظروف الشدِّ الحرارى:

من أهم قياسات النمو الكتلة الحيوية والمحصول، وهما من أهم معايير الانتخاب، ويفضل إجراءهما فى الظروف الطبيعية.

عند إجراء التقييم لتحمل النموات الخضرية للحرارة العالية يجب أن تؤخذ منافسة أعضاء التخزين على الغذاء المجهز فى الحسبان حتى لا تؤثر المنافسة على قوة النمو الخضرى. فمثلاً .. قيم تحمل النموات الخضرية لتحمل الحرارة العالية فى البطاطس فى

فترة ضوئية طويلة (١٨ ساعة) غير مهيئة لتكوين الدرنات. وبعد انتخاب السلالات ذات النمو الخضرى القوى فى تلك الظروف فإنها تقيم لتحمل الحرارة العالية فى فترة ضوئية قصيرة تكون مهيئة لتكوين الدرنات (عن Hall ١٩٩٢).

قياسات التقييم لتحمل الشدّ الحرارى

يقيم تحمل الشدّ الحرارى بعدد من القياسات، كما يلى:

١- القدرة على إنبات البذور فى ظروف الشدّ الحرارى:

يفيد هذا الاختبار عند اشتداد الحرارة فى الوقت الطبيعى لزراعة البذور. وتفيد إضافة الشاركول الناعم لسطح التربة للعمل على زيادة درجة حرارتها، ويمكن إجراء التقييم والانتخاب فى المواسم والمواقع الشديدة الحرارة. وقد يمكن إجراء الاختبارات فى ظروف متحكم فيها تُسلط فيها الأشعة تحت الحمراء على سطح التربة لرفع حرارتها. ويمكن كذلك الاستفادة من اختبار البادرات فى التقييم لإنتاج بروتينات الصدمة الحرارية.

٢- استعادة النمو الطبيعى بعد التعرض للشدّ الحرارى:

ويعبر عن استعادة النمو بقياسات المحصول والكتلة الحيوية .. ألخ.

٣- حساسية أطوار النمو التكاثرية:

ومن تلك الأطوار إنتاج الأزهار والقرون والثمار والبذور، وخصوبة حبوب اللقاح (عن Singh ١٩٩٣).

٤- اختبار التسرب الأيونى:

يقدر التسرب الأيونى بقياس الزيادة فى درجة التوصيل الكهربائى، وهو يعد دليلاً على مدى ثبات الأغشية البلازمية لدى تعرض الأنسجة للحرارة العالية، ويتم القياس بعد تعريض أجزاء من ورقة النبات تؤخذ بثاقبة فلين (leaf discs) للمعاملة الحرارية العالية.

ويعد هذا الاختبار سهلاً وسريعًا، وهو يرتبط باستجابة عمليات حيوية نباتية أخرى للحرارة العالية (مثل: مقاومة البروتينات الذائبة والإنزيمات للدنترة، وثبات البناء

الضوئى فى الأوراق الكاملة)، وكذلك باستجابة النباتات الكاملة لدرجات الحرارة العالية تحت ظروف الحقل.

وقد استخدم هذا الاختبار – بنجاح – فى تقييم أصناف وسلالات فول الصويا والسورجم للحرارة العالية، حيث أفاد فى التمييز بينها، ولكنه لا يفيد كثيرًا عن الرغبة فى إجراء الانتخاب فى الأجيال الانعزالية؛ لأنه – أى الاختبار – يُجرى على عدة أقراص ورقية leaf discs من عدة نباتات تُمثل العشيرة التى يُراد اختبارها؛ الأمر الذى لا يمكن تحقيقه فى الأجيال الانعزالية التى تمثلها نباتات مفردة (عن Marshall ١٩٨٢).

بعد اختبار التسرب الأيونى electrolyte leakage أحد أسرع الاختبارات لتقييم القدرة على تحمل الحرارة العالية، وفيه تقاس درجة التوصيل الكهربائى الناشئة عن التسرب الأيونى من الأنسجة الورقية التى عُرِّضت للحرارة العالية جراء تأثير المعاملة على نفاذية أغشيتها البروتوبلازمية. يتم بموجب هذا الاختبار استقبال الأيونات المتسربة من الأنسجة فى ماءٍ خالٍ من الأيونات deionized water، وتقديرها كميًا بقياس درجة التوصيل الكهربائى للماء. ولقد وجدت علاقة قوية بين درجة ثبات الأغشية البروتوبلازمية – معبرًا عنها باختبار التسرب الأيونى – وبين مدى تحمل الحرارة العالية (عن Ibrahim & Quick ٢٠٠١).

عند إجراء هذا الاختبار تؤخذ أقراص ورقية بقطر ١٢ مم من النباتات التى يُراد قياس مدى تحملها للشدِّ الحرارى. ويجب الحرص على أخذ الأقراص من أوراق فى عمر متقارب. تُغسل الأقراص ٢–٣ مرات فى ماء منزوع الأيونات قبل وضعها فى أنابيب اختبار أو فى قنينات زجاجية. يلزم ١٠ قنينات لكل تركيب وراثى. تغلق القنينات دون إحكام، وتترك ٥ قنينات فى حمام مائى على ٤٢–٤٥°م لمدة ساعة، بينما تترك الخمس قنينات الأخرى فى حرارة الغرفة (الكنترول). يضاف بعد ذلك ١٠–٢٠ مل من الماء المنزوع الأيونات لكل قنينة، وتغلق جيدًا، ثم تُحضَّن على ١٠°م لمدة ٢٤ ساعة.

تقاس درجة التوصيل الكهربائى للماء (الذى سيحتوى على المواد الذائبة التى تتسرب

من الأقراص الورقية) بغمس القطب الكهربائى (الإلكترود) فى كل قنينة بعد وصول حرارتها إلى ٢٠°م. يلى ذلك تعقيم جميع القنينات فى الأوتوكليف لمدة ١٠–١٥°م، ثم قياس درجة التوصيل الكهربائى فيها بعد وصول حرارتها إلى ٢٠°م.

وتقاس شدة أضرار الحرارة العالية، كما يلى:

$$HI(\%) = \{1-[1-(T_1/T_2)]/[(1-(C_1/C_2)]\} \times 100$$

حيث إن:

HI: أضرار الحرارة العالية.

T_1، T_2: متوسط درجة التوصيل الكهربائى للتركيب الوراثى قبل وبعد التسخين فى الأوتوكليف، على التوالى.

C_1، C_2: متوسط درجة التوصيل الكهربائى لقنينات الكنترول من نفس التركيب الوراثى قبل وبعد التسخين فى الأوتوكليف، على التوالى (Singh ١٩٩٣).

٥– حساسية البناء الضوئى وفلورة الكلوروفيل:

يقاس مدى تأثر معدل البناء الضوئى بمعاملة التعريض للحرارة، ويتم تقدير ذلك على الأوراق المفردة – غير المفصولة عن النبات – باستعمال أجهزة خاصة يسهل نقلها واستعمالها فى الحقل (عن Marshall ١٩٨٢).

ويعبر عن تلك الصفة بقياس فلورة الكلوروفيل عند ٦٨٥ نانوميتر، وتلك طريقة هامة وإن كان من الصعب إجراءها وتفسير نتائجها.

عندما يكون العامل المحدد للشدّ الحرارى هو التأثير السلبى على عملية البناء الضوئى، يكون من المفضل قياس فلورة الكلوروفيل chlorophyll fluorescence كدليل على مدى الضرر الذى يقع على الـ photosystem II. وتتوفر أجهزة حقلية للقياس السريع للنسبة F_v/F_m التى تعد دليلاً على مدى الضرر الحادث بالـ photosystem II. لكن يتعين تقدير مدى الارتباط بين نسبة F_v/F_m وتحمل الحرارة، ومدى جدوى الانتخاب لتحمل الحرارة على أساسها (Hall ٢٠١١).

وقد أظهرت أصناف الخيار الأكثر تحملاً للحرارة مستويات من فلورة الكلوروفيل بالأوراق – بعد تعرضها لشدٍّ حرارى (٣٨–٤٨ْم) – أقل مما حدث فى الأصناف الحساسة؛ بما يعنى إمكان استخدام هذا الاختبار فى تعرف التراكيب الوراثية الأكثر حساسية للحرارة العالية (Aoki ١٩٩٠).

كما أجرى تقييم لتسعة تراكيب وراثية من الفاصوليا لتعرف مدى تحملها للحرارة العالية خلال مرحلة الإزهار، وذلك بدراسة التغيرات التى تحدث فى استشعاع الكلوروفيل chlorophyll fluorescence فيها أثناء وبعد التعرض لحرارة ٤٥ْم لمدة ساعتين، ثم لحرارة ٢٣ْم لمدة ٤ ساعات. ويستدل من الدراسة أن تركيبين وراثيين فقط – هما: السلالة RH26D والصنف Ranit تشابها مع سلالة الكنترول المتحملة للحرارة 83201007 فى عدم إظهارهم لأى تغيرات جوهرية فى شدة استشعاع الكلوروفيل جراء التعرض للحرارة العالية (Stefanov وآخرون ٢٠١١).

٦– اختبار التترازوليم:

يمكن تقدير مستوى الشدِّ الحرارى كميًّا بقياس قدرة الميتوكوندريا على اختزال الـ tetrazolium triphenyl chloride (اختصارًا: TTC) بإنزيمات الـ dehydrogenase التنفسية التى تنشط فيها. يُجرى الاختبار فى القمح – على سبيل المثال – بإخضاع النسيج الورقى لحرارة عالية لفترة محددة، ويلى ذلك تشريب أنسجة الورقة بمحلول الـ TTC تحت تفريغ. ويعد المستوى النسبى لاختزال الـ TTC إلى فورمازان formazan دليلاً كميًّا على حيوية الخلايا؛ الأمر الذى يتم تقديره بتحليل طيفى spectrophotometric للفورمازان. ويقدِّر هذا الاختبار – مباشرة – نشاط الميتوكوندريا فى انتقال الإليكترونات. وقد أمكن عن طريق هذا الاختبار التوصل إلى اختلافات جوهرية بين أصناف القمح فى تحملها للحرارة العالية.

وقد أوضحت الدراسات على تحمل الحرارة فى القمح وجود ارتباط قوى (r= ٠,٦٢، n = ١٤، P < ٠,٠٥) بين نتائج اختبارى التسرب الأيونى واختزال التترازوليم فى التقييم

للتحمل. وقد قدرت درجة توريث الصفة كما يلى:

طريقة حساب درجة التوريث	اختبار التسرب الأيونى	اختبار اختزال التترازوليم
١- انحدار الآباء ونسلهم Parent-offspring regression and correlation	٠,٣٢-٠,٣٨ (منخفضة نسبيًا)	٠,٥٠-٠,٦٥ (متوسطة)
٢- درجة التوريث المتحققة Realized heritability على أساس ١٥٪ شدة انتخاب	٠,٢٧-٠,٤٧ (منخفضة إلى متوسطة)	٠,٤٩-٠,٦٤ (متوسطة إلى عالية)

يتبين مما تقدم إمكان الاستعانة باختبار اختزال النترات فى تحقيق تقدم ملموس فى الانتخاب لصفة التحمل، وربما كان من المفيد زيادة عدد المكررات أثناء الانتخاب عند الاستعانة باختبار التسرب الأيونى لأجل الحد من التأثيرات البيئية على الصفة (Ibrahim & Quick ٢٠٠١).

جهود التربية لتحمل الحرارة العالية

لقد وجدت اختلافات وراثية فى القدرة على تحمل الحرارة العالية بين أصناف عديد من المحاصيل، منها: السورجم، والذرة، وفول الصويا، والشوفان، وغيرها. وكان التقييم فى معظم الحالات يرتبط بالقدرة الإنتاجية العالية تحت ظروف الحرارة العالية، وهو الهدف النهائى من التربية فى هذا المجال. ولكن تحقيق تقدم مستمر فى هذا الأمر يتطلب دراسة الأساس الفسيولوجى لتحمل الحرارة العالية، ليمكن الجمع بين مصادر الصفة — التى تختلف فى أساسها الفسيولوجى — فى تركيب وراثى واحد.

ونستعرض — فيما يلى — الجهود التى أجريت فى مجال التربية لتحمل الحرارة المرتفعة — فى عدد من المحاصيل الزراعية — سواء ما يتعلق منها بطرق التقييم المستخدمة، أم بالأساس الفسيولوجى للصفة، أم بمصادرها، أم بوراثتها. ونقدم هذا العرض — كما سبق أن قدمناه بالنسبة لجهود التربية لتحمل الحرارة المنخفضة — فى المجالات الثلاثة لهذا الموضوع، وهى: إنبات البذور، ونمو النباتات، وعقد الثمار.

إنبات البذور والنمو النباتى

تربية الطماطم

تختلف أصناف وسلالات الطماطم فى قدرة بذورها على الإنبات فى درجات الحرارة المرتفعة؛ كما يوجد ارتباط بين القدرة على الإنبات فى كل من درجات الحرارة المرتفعة والمنخفضة. وتتضح هاتان الحقيقتان فى جدول (٥-٢)، الذى يبين استجابة ١١ صنفًا وسلالة من الطماطم لمعاملة الإنبات على حرارة ٣٥°م لمدة خمسة أيام. علمًا بأن ثمانى من هذه السلالات كانت تعرف سلفًا — بقدرتها على الإنبات فى الحرارة المنخفضة. ويتضح من نتائج الدراسة أن سبعًا من هذه السلالات كانت — كذلك — قادرة على الإنبات فى درجة الحرارة المرتفعة (Berry ١٩٦٩). ويمكن أن يضاف إلى هذه القائمة السلالة P.I. 341984 التى تتميز بالقدرة على الإنبات فى درجات الحرارة المنخفضة والمرتفعة على حد سواء (عن Kaname وآخرين ١٩٦٩).

جدول (٥-٢): تأثير معاملة استنبات البذور لمدة خمسة أيام على حرارة ٣٥°م على إنبات بذور بعض أنواع وسلالات الطماطم، التى تتفاوت فى قدرتها على الإنبات فى درجات الحرارة المنخفضة.

الصنف أو السلالة[أ]	الإنبات (%)[ب]
U.A.I. 67-17-1(*)	٨٥ أ
U.A.I. 67-15-1(*)	٦٨ ب
U.A.I. 67-26-1(*)	٥٤ ب
Fireball	٤٨ ب
P.I. 174261 (*)	٤٦ ب جـ
U.A.I. 67-18-1(*)	٤٦ ب جـ
Cold Set (*)	٤٥ ب جـ
P.I. 263713 (*)	٣٣ د
Heinz 1350 (*)	صفر هـ
Campbell	صفر هـ
Early Fireball	سفر هـ

(أ) تعرف السلالات المميزة بعلامة (٥) بقدرتها على الإنبات فى درجة الحرارة المنخفضة.

(ب) السلالات التى تشترك فى أحد الحروف الأبجدية لا تختلف عن بعضها - جوهريًا - فى نسبة الإنبات.

وفى دراسة أخرى على ١١ صنفًا وسلالة من الطماطم .. درس Coons وآخرون (١٩٨٩) تأثير معاملة استنبات البذور على درجة حرارة ثابتة مقدارها ٢٥، أو ٣٠، أو ٣٥، أو ٤٠°م، أو درجة حرارة متغيرة كل ١٢ ساعة بنظام حرارى ٤٠/٢٥، أو ٤٠/٣٠، أو ٤٠/٣٥°م. وقد وجد الباحثون أن أفضل إنبات على حرارة ثابتة مقدارها ٤٠°م كان فى السلالات Nema 1200، و P28693، و UC-28-L، بينما كان أفضل إنبات على حرارة متغيرة بنظام ٤٠/٣٥°م فى السلالات P28693، و P28793، و UC 28-L. وقد تحسن إنبات بذور مختلف السلالات كثيرًا لمجرد خفض الحرارة بمقدار ١٠ أو ١٥°م لمدة ١٢ ساعة كل ٢٤ ساعة، مقارنة بالإنبات على حرارة ثابتة مقدارها ٤٠°م.

تربية الفلفل

تتفاوت أصناف الفلفل التجارية التابعة للنوع *C. annuum* فى قدرة بذورها على الإنبات فى درجات الحرارة المرتفعة؛ فقد وجد Coons وآخرون (١٩٨٩) أن أصناف الفلفل تتباين فى هذه الخاصية عندما يكون الإنبات على حرارة ثابتة مقدارها ٣٥°م، وكان أكثرها قدرة على الإنبات عند هذه الدرجة الصنفين Mercury، و Yolo Wonder B، وبالمقارنة .. فإن إنبات جميع الأصناف كان جيدًا على درجتى الحرارة ٢٥، و ٣٥°م، وسيئًا عند ٤٠°م، بينما كان إنبات جميع الأصناف وسطًا عند حرارة متغيرة مقدارها ٤٠/٢٥°م (نهارًا/ليلاً)، وانخفض – تدريجيًا – بارتفاع حرارة الليل إلى ٣٠ و ٣٥°م. وقد أوضحت اختبارات التترازوليم Tetrazolium Tests أن نسبة عالية من البذور التى لم تنبت فى الحرارة العالية (٤٠°م) كانت حيويتها مازالت عالية بعد انتهاء الاختبار.

تربية الخس

تُعد الحرارة القصوى التى يتوقف بعدها إنبات بذور الخس صفة وراثية، وهى تتأثر بالعوامل البيئية، مثل درجة الحرارة والفترة الضوئية خلال فترة نضج البذور والفترة

الضوئية عند الإنبات. ويتطلب حدوث تثبيط حراري للإنبات thermoinhibition وجود الإندوسبرم المحيط بالجنين كاملاً، ولا يشترط لذلك وجود الغلاف الخارجى للبذرة أو البيريكارب.

ومن الناحية الفسيولوجية فإنه يبدو أن الحرارة القصوى لإنبات بذور الخس تتحدد أساسًا من خلال تفاعلات بين الجبريللينات وحامض الأبسيسك، وتنظيم تمثيلها وتحللها بواسطة الفيتوكروم. ونجد أن بذور الطفرتين aba1، و aba3 من *Arabidopsis thaliana* اللتان ينقصهما حامض الأبسيسك — تنبت بذورهما فى حرارة أعلى بكثير من الحرارة المثلى للإنبات؛ مما يؤيد وجود دور رئيسى لحامض الأبسيسك فى آلية تثبيط الإنبات الحرارى.

ونجد فى الخس أن محتوى البذور من حامض الأبسيسك يرتفع ويبقى عاليًا عند تشرب البذور بالماء فى الحرارة العالية، ولكنه ينخفض سريعًا حينما يكون التشرب بالماء فى حرارة مثلى للإنبات. ومن المعروف أن الجبريللينات تُحفِّز هدم حامض الأبسيسك؛ وبذا فهى تزيد من الحرارة القصوى التى يمكن أن يحدث معها الإنبات. كذلك فإن المعاملة بالإثيلين تحفز إنبات البذور فى الحرارة العالية، كما يكون إنتاج الإثيلين داخليًا أعلى فى البذور القادرة على الإنبات فى الحرارة العالية (عن Argyris وآخرين ٢٠١١).

ولقد أمكن التعرف على جين رئيسى لتحمل الإنبات فى الحرارة العالية، أُعطى الرمز Htg6.1، يعمل بالتوافق مع الجين LsNCED4 المنظم الرئيسى فى مسار تمثيل حامض الأبسيسك، ووجد أن تعبير هذا الجين الأخير ومحتوى البذور من حامض الأبسيسك يرتبطان عكسيًا مع الحرارة القصوى التى يمكن أن تنبت عندها البذور.

ومن تلقيح بين الصنف Salinas من *Lactuca sativa* والسلالة UC96US23 من *L. serriola* أمكن وضع خريطة كروموسومية لجينات تشفر لبروتينات ذى علاقة بالإنبات أو السكون، كان منها مناطق كروموسومية تحتوى على QTLs تُصاحب الاحتياجات

الحرارية والضوئية للإنبات، وخاصة الجين LsNCED4 المنظم للحرارة فى مسار تمثيل حامض الأبسيسك (المثبط للإنبات)، الذى وجد أنه يقع فى مركز الـ QTLs للقدرة على الإنبات فى الحرارة العالية Htg6.1، والذى حصل عليه من UC96US23. ويستفاد من الدراسة أن LsNCED4 هو الجين المسئول عن الشكل الظاهرى للجين Htg6.1، وأن نقص تمثيل حامض الأبسيسك فى الحرارة العالية أثناء تشرب البذور بالماء هو عامل رئيسى مسئول عن تحمل الحرارة العالية للإنبات فى بذور UC96US23 (Argyris وآخرون ٢٠١١).

تربية البطاطس

قيم Reynolds & Ewing (١٩٨٩) ١١٩ سلالة – تنتمى إلى ٥٩ نوعًا تكون درنات من الجنس *Solanum* لتحمل الحرارة العالية. درست فى البداية قدرة السلالات على تكوين نمو خضرى قوى فى حرارة ٣٠–٤٠°م مع تعريضها لفترة ضوئية طويلة مدتها ١٨ ساعة يوميًّا لمنع تكوين الدرنات. وتلا ذلك اختبار السلالات التى أعطت نموًّا خضريًّا قويًّا تحت هذه الظروف للقدرة على إنتاج الدرنات فى نفس ظروف الحرارة العالية (٣٠–٤٠°م)، ولكن مع تعريضها لفترة إضاءة قصيرة. وبرغم تباين السلالات فى إنتاجها للدرنات تحت هذه الظروف .. فإن عددًا قليلاً منها – ينتمى لأنواع قليلة – أنتج درنات بانتظام فى حرارة ٣٠–٤٠°م.

تربية الكرنب

قورن ثبات الأغشية البروتوبلازمية والكلوروفيل والبناء الضوئى فى الحرارة العالية فى صنفى الكرنب: المتحمل للحرارة Sousyu والحساس YR Kinshun، ووجد أن الحرارة العالية (٥٠°م) أحدثت أضرارًا أكبر نسبيًّا وانخفاضًا فى قيم فلورة الكلوروفيل فى الصنف الحساس عما فى الصنف المتحمل، خاصة عندما لم تُعرَّض النباتات لمعاملة تقسية لمدة ٢٤ ساعة قبل إجراء القياسات. ولقد أدت التقسية على ٣٠–٣٥°م إلى تحسين الثبات الحرارى للأغشية البروتوبلازمية وفلورة الكلوروفيل، وانقصت المحتوى الكلوروفيلى –

ومن ثم معدل البناء الضوئى – فى الصنف YR Kinshun. هذا بينما كان تأثر المحتوى الكلوروفيلى وفلورة الكلوروفيل لكل من معاملة الأقلمة ومعاملة الشدّ الحرارى فى الصنف المتحمل Sousyu أقل نسبيًّا مما حدث فى الصنف الحساس. وعلى الرغم من تأثر معدل البناء الضوئى سلبيًّا بمعاملة الشدّ الحرارى (٥٠ °م) فى كلا الصنفين، فإن Sousyu كان أقل تأثرًا. وكل هذه العوامل – درجة الثبات الأكبر لكل من الأغشية البروتوبلازمية وفلورة الكلوروفيل والمعدل الأعلى للبناء الضوئى، خاصة فى ظروف عدم التقسية – يجعل الصنف Sousyu أكثر قدرة على تحمل الحرارة العالية عن الصنف YR Kinshun (Chauhan & Senboku ١٩٩٦).

تربية الكرنب الصينى

يقصد بالقدرة على تحمل درجات الحرارة المرتفعة فى الكرنب الصنيى إمكان إنتاج رؤوس مندمجة فى ظروف لا يقل فيها متوسط الحرارة الشهرى عن ٢٥ °م. وقد أوضحت الدراسات الوراثية أن القدرة على تحمل درجات الحرارة العالية – فى الكرنب الصينى – صفة مندلية بسيطة ومتنحية (Opena & Lo ١٩٧٩). كما وجد ارتباط بين القدرة على تحمل الحرارة العالية والقابلية للتعرض للإزهار المبكر (Ryder ١٩٧٩).

إن تكوين الرؤوس يبدأ بين مرحلتى نمو الورقتين الحقيقيتين الثامنة والعاشرة إذا كانت الحرارة منخفضة (أقل من ٢٥ °م)، أو إذا كانت الأصناف مقاومة للحرارة. وتتكون الرؤوس نتيجة للاستمرار فى تكوين أوراق جديدة. ويعد احتفاظ الأوراق بنضارتها وامتلاء خلاياها بالرطوبة (leaf turgidity) شرطًا أساسيًّا لتكوين الرؤوس. وبينما يفقد هذا الشرط فى الأصناف الحساسة للحرارة العالية .. فإن الأصناف المقاومة تبقى أوراقها نضرة تحت تلك الظروف؛ ويرجع ذلك إلى تميز تلك الأصناف بما يلى:

١– زيادة امتصاصها للماء عند بداية تكوينها للرؤوس.

٢– زيادة سمك أوراقها.

٣– زيادة درجة التوصيل الكهربائى لعصيرها الخلوى بالأوراق.

٤- زيادة محتوى أوراقها من الكلوروفيل.

٥- نقص عدد الثغور بأوراقها.

ويبدو أن العوامل السابقة تزيد من توصيل الماء إلى الأوراق واحتفاظها به فى الحرارة العالية (Kuo وآخرون ١٩٨٨).

تربية البروكولى

أمكن بالتربية تحسين إنتاج ونوعية البروكولى فى ظروف الحرارة العالية صيفًا بولاية كارولينا الجنوبية الأمريكية (Farnham & Bjorkman ٢٠١١).

تربية الفاكهة المتساقطة الأوراق

تعد احتياجات البرودة فى الفاكهة المتساقطة الأوراق من أهم الصفات فى المناطق ذات الشتاء المعتدل البرودة؛ لأنها الفترة التى يجب أن تتعرض لها النباتات لدرجة حرارة أقل من حد معين لكى تتهيأ براعمها للنمو الطبيعى بعد فترة الراحة شتاء. ويتحدد ذلك — عادة — بعدد الساعات التى يجب أن تتعرض لها الأشجار فى حرارة أقل من ٤٥°ف (٧,٢°م) خلال الفترة من أول نوفمبر إلى منتصف فبراير. ويختلف التحديد الدقيق لتلك الفترة باختلاف منطقة الزراعة.

ويؤدى عدم حصول النباتات على حاجتها من البرودة إلى ما يلى:

١- تأخير ظهور الأوراق، وظهورها بشكل غير منتظم.

٢- تشوه وعقم الأزهار، وسقوط البراعم الزهرية.

٣- نقص المحصول، وضعف نمو الأشجار إذا تأخر التوريق كثيرًا.

وتتأثر استجابة النباتات لفترة التعرض للحرارة المنخفضة بعديد من العوامل، منها ما يلى:

١- تناوب فترات من الحرارة المرتفعة مع الحرارة المنخفضة؛ الأمر الذى يضعف تأثير الحرارة المنخفضة.

٢- شدة الضوء والفترة الضوئية:

فتحتاج البراعم – التى تتكون على الأفرخ التى تنمو متأخرة فى الخريف – إلى قدر أكبر من البرودة لكسر سكونها عن تلك التى تتكون على الأفرخ التى يكتمل تكوينها عند بداية فترة التعرض للبرودة.

وقد أُنتجت أصنافًا من الفاكهة ذات احتياجات منخفضة من البرودة (low chilling requirements)، وذلك كما فى التفاح والخوخ والبلوبرى. ومن الأمثلة على ذلك أصناف التفاح Maayan، و Michal، و Shlomit التى تتراوح احتياجاتها من البرودة بين ٢٠٠، و ٣٠٠ ساعة تحت ٧°م. وقد تعددت أصناف الخوخ عالية الجودة ذات الاحتياجات المنخفضة من البرودة، وهى الصفة التى حُصِلَ عيها – أصلاً – من صنفى الخوخ Honey، و Peento اللذان يوجدان فى جنوب الصين. وقد أوضحت الدراسات الوراثية أن تلك الصفة كمية. وفى البلوبرى أمكن تربية أصنافًا تجارية ذات احتياجات منخفضة من البرودة بالتهجين بين النوع الثنائى التضاعف دائم الخضرة ذات الاحتياجات المنخفضة من البرودة *Vaccinium darrowi* والنوع السداسى التضاعف *V. ashei*، ثم التهجين مع الطرز الرباعية الشجيرية العالية highbush، أو بالتهجين – مباشرة – بين *V. darrowi* والطرز الرباعية (Stushnoff & Quamme ١٩٨٣).

وقد أمكن إنتاج أصناف من الخوخ ذات احتياجات منخفضة من البرودة، وتصلح للزراعة فى المناطق الاستوائية، وشبه الاستوائية، ومن أمثلتها: Early Amber، و Flordasun، و Flordabelle، و Flordawon، و Cylon Red، و Saharanbur (الحمادى ١٩٧٣).

وتظهر صفة احتياجات البرودة فى الجيل الأول فى حالة وسطية بين الآباء، ويكون لها توزيع مستمر فى الجيل الثانى، تظهر فيه كل الأشكال المظهرية (احتياجات البرودة)، بما فى ذلك الأشكال المظهرية للأبوين (Bowen ١٩٧١).

عقد الثمار

إن العمليات الضرورية لعقد الثمار هى:

١- إنتاج حبوب لقاح خصبة.

٢- انتقال حبوب اللقاح إلى الميسم.

٣- إنبات حبة اللقاح، ونمو الأنبوبة اللقاحية فى قلم الزهرة.

٤- إندماج نواة ذكرية مع بويضة خصبة.

ولا يعنى الإخصاب تأمين بقاء الزهرة الحديثة العقد من السقوط؛ فلو استمرت الحرارة عالية لفترة تكفى لحدوث حالة عدم توازن فى الكربوهيدرات فى الثمرة العاقدة حديثًا لأدى ذلك إلى سقوطها، ومع ذلك .. فإن أكثر مراحل العقد تأثرًا بالحرارة العالية هى إنتاج حبوب اللقاح الخصبة، وانتقالها إلى الميسم.

تأثير الحرارة العالية على عقد الثمار

تُعد أعضاء التكاثر النباتية أكثر حساسية للارتفاع فى درجة الحرارة — ولو لفترات قصيرة — خلال المراحل المبكرة للإزهار. ومن بين المحاصيل الحساسة للحرارة العالية فى عقد ثمارها: الفلفل الحلو، والفاصوليا، والذرة، والقطن، واللوبيا، والفول السودانى، وفول الصويا، والطماطم، وغيرها. ومن المعروف أن الحرارة العالية أثناء الإزهار تؤثر فى إنبات حبوب اللقاح، ونمو الأنابيب اللقاحية، والإخصاب، وعقد الثمار، واستمرارها دون سقوط. كما عُرفت مرحلتان من تطور تكوين حبوب اللقاح حسّاستان بشدة للحرارة العالية، هما: مرحلة الانقسام الاختزالى للأبواغ الجرثومية الأمية الصغيرة microspore mother cells، والأبواغ الجرثومية المكتملة التكوين عند تفتح الأزهار. ولقد لوحظت فى الفلفل والفاصوليا بعض التشوهات فى حبوب اللقاح تظهر لدى التعرض للحرارة العالية (٣٣°م+)، منها الكرمشة واللقاح الفارغ، وعدم وجود جدار خارجى واضح (Reddy & Rakani ٢٠٠٧).

تعرّف الصفات النباتية المؤثرة فى عقد الثمار

عندما تكون صفة تحمل الحرارة العالية معقدة فى وراثتها وذات درجة توريث

منخفضة يكون من المفضل إرجاع تلك الصفة إلى مكوناتها الأصلية ودراسة كل منها منفردة، مثلما حدث فى كل من اللوبيا والطماطم.

ففى اللوبيا تتضمن صفة القدرة على تحمل الحرارة العالية الصفات التالية: إنتاج أول البراعم الزهرية عند عقدة مناسبة من الساق (يعكس ذلك مدى التبكير)، وعدم انهيار البراعم الزهرية أثناء تكوينها، وزيادة عدد القرون بالعنقود، وغياب ظاهرة تدهور الجنين، وكذلك غياب ظاهرتى التواء الفلقتين، وتلون الغلاف البذرى باللون البنى.

وفى الطماطم تشمل صفة القدرة على الإثمار فى الحرارة العالية صفات: عدم انهيار البراعم الزهرية أثناء تكوينها، وظاهرة بروز المياسم من المخروط السدائى، وظاهرة تشقق المخروط السدائى، وزيادة عدد الثمار بالعنقود، وعدد البذور بالثمرة. ويكون من المرغوب فيه — كذلك — تجنب الارتباطات غير المرغوب فيها التى قد توجد بين مكونات المحصول، مثل: بين عدد الثمار بالعنقود وحجم الثمرة، وكثافة الإثمار والفترة الإجمالية للإثمار (عن Hall ١٩٩٢).

المراحل التكاثرية التى تتأثر بالحرارة العالية

تتعرض جميع العمليات الحيوية النباتية لأضرار دائمة بفعل الحرارة إذا ما كانت عالية بالقدر الكافى لإحداث الضرر، واستمرت لفترة كافية من الوقت. ومن المهم تعرف مراحل التطور النباتى والعمليات الحيوية الأكثر حساسية للحرارة، وما إذا كانت حرارة النهار، أم حرارة الليل هى الأكثر إحداثًا للضرر. ومن المعروف أن عديدًا من الأنواع النباتية تزداد حساسيتها للحرارة خلال مراحل الإزهار وعقد الثمار ونموها، ومن ثم يتأثر فيها بشدة إنتاج البذور والثمار، وتقل إنتاجيتها منها فى ظروف الحرارة العالية. ويشمل التأثر بالحرارة خلال فترة التكاثر تلك عدة مراحل، منها: تطور تكوين البراعم الزهرية، وعقد البذور والثمار، وتطوير تكوين الأجنة والبذور والثمار.

تطور تكوين البراعم الزهرية:

نجد فى محصول مثل اللوبيا أن الحساسية للحرارة خلال مرحلة تطور تكوين

البراعم الزهرية تعتمد على الفترة الضوئية. ففى ظروف النهار الطويل الحار يمكن لبعض التراكيب الوراثية أن تبدأ فى تكوين البراعم الزهرية، ولكن تلك البراعم إما أن تفشل فى إكمال نموها، أو يثبط تطورها؛ ومن ثم لا تتكون أزهارًا. وفى البيئات التى تم التحكم فيها بنهار ١٤ ساعة وحرارة ٣٣°م نهارًا، تسببت حرارة ليل معتدلة الارتفاع مقدارها ٢٤°م فى منع تكوين البراعم الزهرية كلية، بينما كان تكوينها طبيعى فى حرارة ٢٠°م. هذه الاستجابة لم تحدث إلا فى النهار الطويل، وقد بدا من دراسات استخدمت فيها الأشعة الحمراء وتحت الحمراء ليلاً أن تلك الاستجابة ربما تحدث من خلال نظام الفيتوكروم.

ولوحظ — كذلك — أن البراعم الزهرية للفاصوليا تفشل فى إكمال نموها وتسقط فى ظروف النهار الحار الطويل، وأن المرحلة الحرجة لذلك هى قبل تفتح الأزهار بأسبوع إلى أسبوعين (عن Hall ١٩٩٢).

عقد البذور والثمار

نجد فى اللوبيا أن عقد البذور والثمار ينخفضان — بشدة — عند ارتفاع الحرارة ليلاً، ويرافق ذلك (فى حرارة ٣٣/٣٠°م نهارًا/ليلاً) انخفاضًا فى حيوية حبوب اللقاح وفى انتثارها من المتوك، بينما لا تتأثر حيوية المتاع. هذا .. ويكون التأثر بالحرارة العالية كبيرًا إذا ما حدث الارتفاع قبل تفتح الأزهار بمدة ٩-٧ أيام، وهى الفترة التى تأتى مباشرة — بعد الانقسام الاختزالى للخلية الأمية لحبة اللقاح، وهى المرحلة التى يؤدى فيها — كذلك — التعرض للحرارة العالية إلى تدهور النسيج المغذى. ويصاحب ذلك — عادة — تثبيطًا فى تراكم البرولين فى حبوب لقاح السلالات الحساسة للحرارة العالية، مع زيادة تراكمه فى جدر المتوك، وربما كان تدهور النسيج المغذى هو المسئول عن ضعف انتقال البرولين من جدر المتوك إلى حبوب اللقاح. وقد وجد فى الطماطم علاقة إيجابية — فى الحرارة العالية — بين إنبات حبوب اللقاح ومحتواها من البرولين. هذا .. وتحتوى حبوب لقاح اللوبيا الخصبة على حوالى ٣٪-٤٪ برولين على أساس الوزن

الطازج؛ الأمر الذى يُعتقد بحمايته لحبوب اللقاح من الشدِّ الحرارى أثناء إنباتها، وفى إسهامه فى تمثيل البروتين خلال مرحلة استطالة الأنبوبة اللقاحية.

وتتشابه الفاصوليا مع اللوبيا فى تأثر عقد القرون فيها — سلبيًّا — بشدة — فى حرارة الليل العالية (٢٧°م)، بينما لا يكون لحرارة النهار العالية (٣٢°م) سوى تأثير محدود. كذلك كان التأثر بالحرارة العالية فى الفاصوليا خلال الفترة التى تسبق تفتح الأزهار بنحو ١٠ أيام، حيث أدت الحرارة العالية خلالها إلى فشل حبوب اللقاح فى الانتثار من المتوك، وأحدثت انخفاضًا فى حيويتها، بينما لم تتأثر البويضات. ويتأثر عقد القرون فى الفاصوليا بفعل الحرارة العالية إذا حدث التعرض لها قبل ٤–٦ أيام من تفتح الأزهار، حيث تُضار حبوب اللقاح.

وتعد حرارة الليل هى العامل الأساسى فى عقد ثمار الطماطم الذى يكون مثاليًّا فى حرارة ليل مقدارها ١٥–٢٠°م. وتُعد الأسدية — خاصة — حساسة للحرارة العالية قبل ٩–٤ أيام من تفتح الأزهار، وهى الفترة التى تواكب مراحل الانقسام الاختزالى وبعده مباشرة عند تحرر الأنواع الجرثومية من الخلية الرباعية tetrad. وقد يكون عدم قدرة حبوب اللقاح على الانتثار من المتوك عاملاً أساسيًّا فى انخفاض عقد الثمار فى بعض التراكيب الوراثية؛ الأمر الذى يكون مرافقًا بانعدام لتكوين الـ endothecium فى المتك. ومن الاستجابات الرئيسية للحرارة العالية التى تمنع العقد الطبيعى استطالة قلم الزهرة وبروز الميسم من المخروط السدائى (Hall ١٩٩٢).

تطور الأجنة والبذور والثمار

تنتج قرون اللوبيا من مختلف التراكيب الوراثية حوالى ٩–٢٠ بويضة، والكثير منها تنتج ١٥ بويضة، ولكنها نادرًا ما تنتج هذا العدد من البذور بالقرن. وتحت الظروف المثلى قد تُنتج ثلثا البويضات بذورًا، ولكن فى ظروف الحرارة العالية — ليلاً أو نهارًا — يُنتج عدد أقل من البذور بالقرن، ويبدو أن حرارة النهار العالية تؤدى إلى فشل الجنين فى إكمال نموه، وتكون أكثر البويضات تأثرًا هى تلك التى توجد عند الطرف

الزهرى للقرن.

وفى الفاصوليا يقل امتلاء القرون فى الحرارة العالية؛ الأمر الذى قد يكون مرده إلى ضعف الإخصاب أو زيادة إجهاض الأجنة. وتؤدى الحرارة العالية فى الفاصوليا — مثل اللوبيا — إلى خفض عدد البذور بالقرن، ولكن على خلاف اللوبيا فإن أفضل البويضات فى احتمال تكوينها للبذور فى الفاصوليا هى تلك التى تكون أقرب إلى الطرف الزهرى للقرن.

وفى الطماطم أدت الحرارة العالية بعد تفتح الأزهار بيوم واحد إلى يومين إلى عدم عقد البذور بسبب انهيار البويضات أو تدهور الإندوسبرم أو تثبيط نمو وتطور الـ proembryo.

وفى اللوبيا يمكن للبذور المنتجة فى ظروف الحرارة الشديدة الارتفاع أن تصبح فلقاتها ملتوية، وقد تتلون أغلفتها البذرية باللون البنى. يحدث التواء الفلقات — خاصة — فى حرارة النهار المرتفعة، بينما يحدث تلون الغلاف البذرى فى حرارة الليل العالية. وهذا التلون لا يؤثر على حيوية البذور، ولكنه يؤثر على صلاحيتها للتسويق.

ونجد فى اللوبيا أن الفترة التى تمر بين تفتح الزهرة واكتمال نمو القرن تتناسب عكسيًّا مع حرارة الليل، فبينما تكمل القرون نموها فى ٢١ يومًا فى حرارة ليل ١٦°م، فإنها تتطلب ١٤ يومًا — فقط — لإكمال نموها فى حرارة ليل ٢٦°م. ويعنى ذلك أن كمية الغذاء المجهز التى تكون متاحة للتخزين فى البذور تكون أقل فى حرارة الليل العالية، خاصة مع زيادة المستهلك منها فى التنفس فى تلك الظروف؛ مما يؤدى إلى صغر حجم البذور ونقص المحصول (عن Hall ١٩٩٢).

ومن أهم المحاصيل التى أجريت عليها دراسات التربية للقدرة على عقد الثمار فى الحرارة العالية ما يلى:

تربية الطماطم

حظيت التربية لتحسين العقد فى درجات الحرارة المرتفعة باهتمام كبير من قبل مربى الطماطم ولكن — على خلاف التربية لتحسين العقد فى درجات الحرارة المنخفضة

– فإن معظم الجهود محصورة داخل نوع الطماطم *L. esculentum*. ونعرض فيما يلى لأبرز تلك الجهود.

درس Schaible (١٩٦٢) الاختلافات بين أصناف الطماطم فى قدرتها على العقد فى ظروف الحرارة المرتفعة، بلغت فيها درجة الحرارة ليلاً ٢٧ ْم، ووجد أن أكثر الأصناف تحملاً هى: Porter، و Narcarlang. وأوضح Doolittle وآخرون (١٩٦١) أن الأصناف ذات الثمار الصغيرة الحجم تعد أكثر قدرة على العقد فى الجو الحار. وذكروا من أمثلتها Summer Set، و Hot Set، و Summer Prolific، و Porter.

وبالرجوع إلى Minges (١٩٧٢) .. أمكن استخلاص القائمة التالية من أصناف الطماطم التى ذكرت عنها القدرة على العقد فى الحرارة العالية كواحدة من أبرز صفاتها:

Early Summer Sunrise	Golden Marglobe
Lousiana All–Seasons	Mozark
Ohio WR Brookston	Pearl Harbor
Red Cloud	Red Global
Sioux	Spartan Red 8
State Fair	Summer Sunrise
Summer Sunset	Summer Prolific
Texto NO.1	VF14

وفى اختبار شمل سبعة أصناف .. كان الصنف Hot Set أكثرها قدرة على تحمل الحرارة العالية؛ حيث بلغت نسبة عقد الثمار به ٧٧٪ تحت هذه الظروف (Levy وآخرون ١٩٧٨). كما أوضحت دراسات Shelby وآخرين.(١٩٧٨) قدرة الأصناف AU 165، و Nagcarlang، و Porter، و Saladette الجيدة على العقد فى الحرارة العالية.

وفى الهند .. أجرى تقييم تحت الظروف الطبيعية شمل ٤٢ صنفًا، وتبين منه أن

أكثر الأصناف قدرة على العقد فى الجو الحار هى: Avalanche، و Tropic Punjab، و Marzano P4 (Nandpuri وآخرون ١٩٧٥).

وقد أوضحت دراسات Rudich وآخرين (١٩٧٧) أن نسبة العقد فى ظروف ٣٩/٢٢°م (نهار/ليل) بلغت ٥٦٪–٦٠٪ فى الصنف سالاديت Saladette، بينما تراوحت من صفر إلى ٢٢٪ فى الأصناف الحساسة للحرارة العالية. يتميز هذا الصنف – الذى أنتجه P. W. Leeper فى تكساس – بنموه الخضرى المحدود، وثماره الصغيرة القليلة البذور.

وفى لويزيانا .. اختبرت ستة أصناف وسلالات من الطماطم (هى: L401، و S6916، و BL6807، و Saladette، و Chico III، و P.I. 262934، و Floradel)، ووجد أن نسبة العقد تراوحت – تحت ظروف الحرارة المرتفعة – من ١٪ فى السلالة L401 إلى ٥٠٪ فى السلالة BL 6807؛ أما فى الجو المعتدل أثناء الربيع .. فقد بلغت نسبة العقد ٧٨٪، و ٩٣٪ فى نفس هاتين السلالتين على التوالى (Hanna & Hernadez ١٩٨٢).

وفى مصر .. قيمت ١٠٥ من سلالات وأصناف الطماطم تحت ظروف درجات الحرارة المرتفعة صيفًا (خلال شهرى يونيو ويوليو فى الجيزة والقليوبية)، ووجد أن أكثر الأصناف إنتاجية وقدرة على العقد فى هذه الظروف هى: Peto 81، و UC82، و Punjab Chuhara، و Peto 86، كما كانت سلالتا التربية W37-S-1 78، و S-78-296-2، والصنف Saladette من أفضل المصادر الوراثية لصفة القدرة على العقد فى هذه الظروف (Radwan وآخرون ١٩٨٦أ).

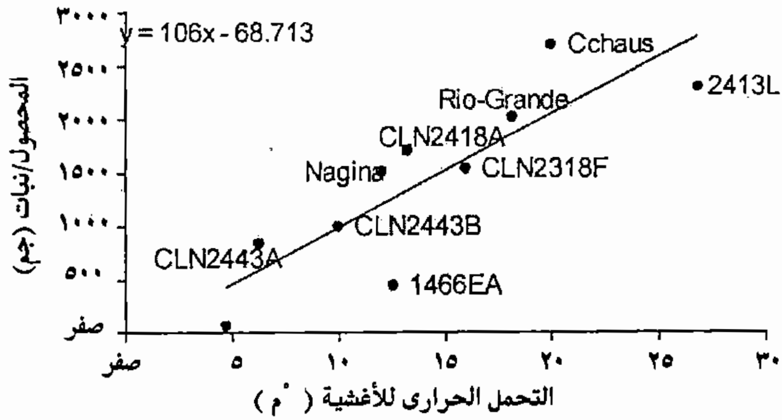
هذا .. وقد أجريت أكبر دراسة على تقييم الطماطم للعقد فى الحرارة المرتفعة فى المركز الأسيوى لبحوث وتطوير الخضر (AVRDC). وقد قيم فى هذه الدراسة ٤٠٥٠ صنفًا وسلالة من الطماطم والأنواع الأخرى القريبة من الجنس *Lycopersicon*، ووجد أن ٢٨ سلالة فقط (أى أقل من ١٪ من السلالات المختبرة) كانت ذات قدرة على العقد فى الحرارة العالية، واشتملت على ٣٠ سلالة من نوع الطماطم *L. esculentum*، و ٧ سلالات من النوع *L. pimpinellifolium*، وسلالة واحدة من الهجين النوعى بينهما.

كانت جميع هذه السلالات ذات ثمار صغيرة أو متوسطة الحجم، ويرجع موطنها إلى ١٥ بلدًا مختلفًا، أى إنها تختلف فى المنشأ.

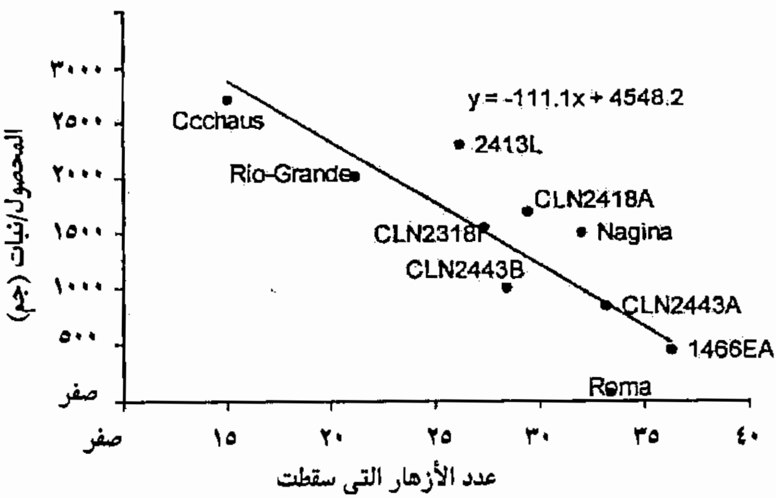
وقد أُرجعت الاختلافات الوراثية فى عدد الثمار بالعنقود إلى اختلافات فى صفات: السقوط المبكر للبراعم الزهرية، وبروز المياسم، وتشقق المخروط السدائى، وعقم حبوب اللقاح (Villareal وآخرون ١٩٧٨، و Villareal & Lai ١٩٧٩).

وقد طور مركز بحوث وتطوير الخضر الآسيوى أصنافًا عالية الجودة متحملة للحرارة العالية من كل من الطماطم والكرنب الصينى. وكانت بداية الاعتماد – بالنسبة للطماطم – على بعض سلالات التربية والسلالات المحلية من كل من المكسيك (مثل: VC 11-3-1-8، و VC 11-2-5، و Divisoria-2)، والولايات المتحدة (مثل: Tamu Chico III، و PI289309). وقد أظهرت إحدى سلالات المركز الآسيوى – وهى CL 5915 – مستوى عالٍ من تحمل الحرارة فى جنوب شرق آسيا والمحيط الهادى. وأظهرت الدراسات الوراثية على هذه السلالة أن تحملها للحرارة – معبرًا عنه بعقد الثمار وبعدد الثمار فى العنقود – يتحكم فيه تأثيرات إضافية وتأثيرات سيادة، وكان متوسط درجة توريث الصفة ٠,٢٦ (de la Pena & Hughes ٢٠٠٧).

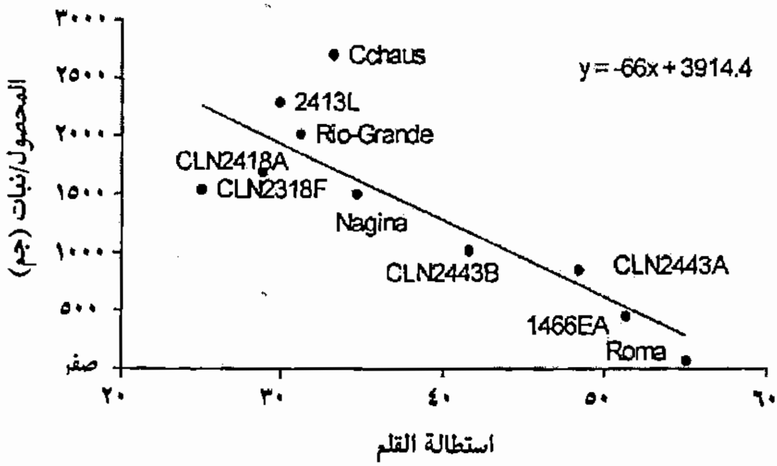
وأضحت دراسة أجريت على تقييم ١٠ أصناف وسلالات من الطماطم للقدرة على العقد فى الحرارة العالية أن أكثرها تحملاً كان الصنف Cchaus، وتلاه التركيب الوراثى 2413L، وهما اللذان أظهرا أعلى قدر من تحمل الأغشية الخلوية للحرارة العالية، وأقل عدد من الأزهار التى سقطت، وأعلى محصول. وتبين وجود علاقة موجبة بين محصول الثمار وثبات الأغشية الخلوية (شكل ٥-٢) وأخرى سالبة بين المحصول وكل من عدد الأزهار التى سقطت (شكل ٥-٣)، واستطالة الميسم (شكل ٥-٤)، وانشقاق وانفصال المخروط السدائى. وفى هذه الدراسة كان الصنف روما أقلها فى ثبات الأغشية البروتوبلازمية وأكثرها حساسية للحرارة العالية (Saeed وآخرون ٢٠٠٧).



شكل (٥-٢): العلاقة بين محصول ثمار أصناف الطماطم وتحمل أغشيتها البروتوبلازمية للحرارة العالية.



شكل (٥-٣): العلاقة بين محصول ثمار وأصناف الطماطم وسقوط الأزهار فى الحرارة العالية.



شكل (٥-٤): العلاقة بين محصول ثمار أصناف الطماطم واستطالة أقلام أزهارها فى الحرارة العالية.

وفيما يتعلق بالوسائل التى اتبعها الباحثون لتقييم القدرة على العقد فى الحرارة العالية .. تمكن Stoner & Otto (١٩٧٥) من انتخاب النباتات المرغوبة فى صوبات تراوحت فيها درجة الحرارة العظمى من ٢٦-٣٧°م خلال فترة الاختبار، مقارنة بأصناف تتوفر بها تلك الصفة. ففى هذه الظروف .. لم تتعد نسبة العقد ١٠٪ فى الأصناف الحساسة، بينما بلغت ٣٢٪ فى الصنف Red Rock، و ٦١٪ فى C28، و ٧٤٪ فى Merit، و ٩٢٪ فى Chico III، وهى الأصناف التى استخدمت للمقارنة.

أما Tarakanov وآخرون (١٩٧٨) .. فيذكرون أن جمع حبوب اللقاح وتعريضها لحرارة ٤٠-٤٥°م لمدة ٦ ساعات كان كفيلاً بقتل حبوب اللقاح الحساسة. وقد أدى استخدام حبوب اللقاح التى عرضت لهذه المعاملة فى التهجينات إلى تحسين نسبة العقد فى النسل.

وقد قدر Weaver & Timm (١٩٨٩) نسبة عقد الثمار، ونسبة حبوب اللقاح ونموها فى عدة أصناف وسلالات منتخبة من الطماطم بعد تعريضها لحرارة ٤٠°م لمدة ٦٠ دقيقة، ووجدا أن كلا من إنبات حبوب اللقاح ونمو الأنابيب اللقاحية يرتبط إيجابيًّا — بصورة

جوهرية – جدًّا بنسبة عقد الثمار، وكان معامل الارتباط (r) هو ٠,٩٨٨، و ٠,٨١٥ للصفتين على التوالى.

وقد أمكنهما – برفع درجة الحرارة التى عرضت لها الأزهار من ٤٠ إلى ٤٨°م – زيادة القدرة على التمييز بين التراكيب الوراثية الحساسة والمقاومة لزيادة الفارق بينهما فى حيوية حبوب اللقاح تحت هذه الظروف.

تعزى القدرة على العقد – فى الحرارة العالية – إلى أسباب كثيرة متباينة فى مختلف السلالات، منها ما يلى (عن Rudich وآخرين ١٩٧٧، و Levy وآخرين ١٩٧٨، و Kuo وآخرين ١٩٧٩، و Stevens & Rick ١٩٨٦):

١– نقص مستوى المواد الكربوهيدراتية فى النبات؛ لضعف البناء الضوئى بسبب تأثر إنزيم RuBPcase؛ وتتوفر المقاومة لتلك الحالة فى الصنف Saladette.

٢– عدم انتقال المواد الكربوهيدراتية بكفاءة فى النبات؛ بسبب امتلاء الأنابيب الغربالية بالكالوس؛ وتتوفر المقاومة لتلك الحالة فى الصنف Saladette أيضًا.

٣– قلة تكوين الأزهار؛ بسبب سوء توزيع التمثيل البنائى؛ وتتوفر المقاومة لتلك الحالة فى السلالة BL6807.

٤– ضعف إنتاج حبوب اللقاح واختلال عملية تكوينها.

٥– عدم انتثار حبوب اللقاح بسبب عدم انشقاق المتوك؛ وتتوفر المقاومة لتلك الحالة فى الصنف Saladette.

٦– ضعف حيوية وإنبات حبوب اللقاح، وتتوفر المقاومة لتلك الحالة فى الصنف Nagcarlan.

٧– ضعف حيوية البويضات؛ وتتوفر المقاومة لتلك الحالة فى الصنف Malintka 101.

٨– بروز الميسم من الأنبوبة السدائية؛ وتتوفر المقاومة لتلك الحالة فى الصنفين Saladette، و VF36.

٩– جفاف المياسم، وتلونها باللون البنى.

ولمزيد من التفاصيل عن فسيولوجيا العقد فى الطماطم فى الحرارة العالية .. يراجع حسن (١٩٩٨).

وفى محاولة لتقييم سلالات من بعض أنواع الجنس *Capsicum* لتحمل الحرارة العالية من خلال إنبات حبوب اللقاح ونمو الأنابيب اللقاحية فى البيئات الصناعية .. جُمعت حبوب اللقاح من سبعة تراكيب وراثية تنتمى لخمسة أنواع متأقلمة على النمو فى مناطق مختلفة من العالم، وذلك بعد زراعتها فى الحقل. وعُرِّضت حبوب اللقاح التى تم جمعها من تلك التراكيب الوراثية — وهى فى بيئة إنبات صناعية — لحرارة متدرجة بمقدار ٥ درجات بين ١٥، و ٥٠°م، وقدرت نسبة الإنبات وطول الأنابيب اللقاحية بعد ٢٤ ساعة من التحضين، حيث ظهرت تباينات كبيرة بينها، وأوضحت النتائج ما يلى:

شدة التحمل	النوع	الصنف	الموطن	رقم الـ PI
متحمل	*C. annuum*	Mex Serrano	المكسيك	380521
متوسط التحمل	*C. chacoense*	1312	الأرجنتين	260426
	Capsicum spp.	Cobanero	جواتيمالا	555627
حساس	*C. frutescens*	Early Spring Giant	الصين	419039
	C. annuum	Long Green	كوريا الجنوبية	508433
	Capsicum spp.	NM89C130	جواتيمالا	555613
	C. pubescens	90002	جواتيمالا	593619

(Reddy & Kakani ٢٠٠٧).

ونالت وراثة القدرة على العقد فى الحرارة العالية حظًا وافرًا من الدراسة، إلا أن نتائج هذه الدراسات كانت متباينة، وهو ما قد يمكن إرجاعه إلى اختلاف الأصناف المستخدمة فى تلك الدراسة، وبالتالى اختلاف الصفات المسئولة عن القدرة على تحمل الحرارة العالية فى كل منها. كما أن لطريقة الاختبار ذاتها أثرها البالغ فى النتائج.

ونعرض — فيما يلى — لبعض هذه الدراسات:

أوضحت الدراسات الوراثية على سلالة الطماطم AU160 ذات القدرة على العقد فى

الحرارة العالية — والصنف Floradel — الذى لا يعقد فى هذه الظروف — أن تلك الصفة سائدة جزئيًا، وذات درجة توريث منخفضة قدرت بنحو ٥٤٪ على النطاق العريض، وبنحو ٨٪ على النطاق الضيق (Shelby وآخرون ١٩٧٥، ١٩٧٨). وتوصل Villareal & Lai (١٩٧٩) إلى أن تلك الصفة معقدة. وقد بدا أن الجينات المسئولة عنها تتأثر بشدة بالعوامل البيئية (Asian Veg. Res. Dev. Center ١٩٧٦).

وقد أجرى El-Ahmadi & Stevens (١٩٧٩) دراسة موسعة تضمنت تلقيحات دายاليل كامل بين ستة أصناف وسلالات من الطماطم. منها صنف حساس للحرارة المرتفعة وخمسة ذات قدرة على العقد فى الحرارة العالية لأسباب متباينة (أى إنها تختلف فى طبيعة قدرتها على العقد تحت تلك الظروف)، هى: عدد الأزهار فى العنقود، ونسبة العقد، وعدد البذور فى الثمرة، ومدى بروز ميسم الزهرة من المخروط السدائى. وقد توصل الباحثان إلى النتائج التالية:

١- فى درجات الحرارة المعتدلة والعالية .. كانت صفة عدد الأزهار بالعنقود مرتبطة بجينات متنحية، وكانت درجة توريث هذه الصفة مرتفعة؛ حيث قدرت بنحو ٧٦٪.

٢- فى الحرارة العالية .. تتحكم فى صفة عقد الثمار جينات ذات تأثير إضافى أساسًا، وكانت درجة توريث هذه الصفة متوسطة؛ حيث قدرت بنحو ٥٢٪.

٣- فى الحرارة المعتدلة والعالية .. تحددت صفة عقد البذور (معبرًا عنها بعدد البذور فى الثمرة، وهى مقياس لخصوبة الجاميطات) بتفاعلات بين جينات غير آليلية، وكانت مكونات التباين الوراثى سائدة أساسًا، ودرجة توريث الصفة منخفضة؛ حيث قدرت بنحو ٣٠٪.

٤- فى الحرارة العالية .. تتحكم فى صفة بروز الميسم من المخروط السدائى جينات سائدة جزئيًا وذات تأثير إضافى، وكانت درجة توريث الصفة مرتفعة؛ حيث قدرت بنحو ٧٩٪.

وفى دراسة أخرى شملت تلقيحات نصف دายاليل بين سبعة أصناف وسلالات من الطماطم، وجد ما يلى (Hanna وآخرون ١٩٨٢):

١- كانت أفضل السلالات فى القدرة على التآلف لصفة العقد الجيد فى الحرارة

العالية هى S6916، وتلتها السلالة BL 6807، بينما كانت السلالة L401 أقلها فى هذه الصفة.

٢- كان الفعل الإضافى للجينات أكثر أهمية من الفعل غير الإضافى فى التأثير على صفة العقد الجيد فى الحرارة العالية.

وفى مصر .. وُجد – عندما أجريت دراسة وراثية تحت ظروف الحرارة المرتفعة صيفًا (خلال شهرى يونيو ويوليو فى الجيزة والقليوبية) – أن صفات العقد والمحصول المبكر والكلى كانت كمية، كما لم يظهر تأثير سيادة للجينات الخاصة بالقدرة على العقد فى هذه الظروف. وقد أظهر الهجين Saladette x Cal Ace VF قوة هجين لصفة المحصول تحت هذه الظروف. وكانت درجات توريث صفات نسبة العقد والمحصول المبكر والمحصول الكلى منخفضة جدًّا فى جميع التلقيحات؛ مما يدل على شدة تأثر هذه الصفات بالعوامل البيئية (Ibrahim ١٩٨٤).

هذا .. وتشير الأدلة على أن صفتى القدرة على العقد فى درجات الحرارة المرتفعة والمنخفضة مرتبطتان ببعضيهما، بحيث يكون الصنف القادر على العقد فى الحرارة المرتفعة قادرًا – كذلك – على العقد فى الحرارة المنخفضة، وربما تتحكم نفس الجينات فى الصفتين (Asian Veg. Res. Dev. Center ١٩٧٦). وكمثال على ذلك .. تميز الصنفان UC82، و Peto 86 – فى مصر – بالعقد والإنتاجية العالية تحت الظروف الطبيعية صيفًا (يونيو ويوليو) وشتاء (ديسمبر ويناير) (Ibrahim ١٩٨٤).

ويذكر Nuez وآخرون (١٩٨٥) أن أصناف وسلالات الطماطم – التى أنتجت أصلاً للقدرة على العقد فى الحرارة المنخفضة – كانت كذلك ذات قدرة جيدة على العقد فى الحرارة المرتفعة. ومن أمثلة تلك الأصناف Farthest North، و Severianin، و Sub Arctic Plenty، و BL 6807. كما أنهم وجدوا أن سلالة الطماطم 1104-0-0-29-1-0 – التى انتخبت فى المركز الآسيوى لبحوث وتطوير الخضر لمقاومة الحرارة العالية – كانت كذلك مقاومة للبرودة.

ولمزيد من التفاصيل عن التربية لعقد ثمار الطماطم فى الحرارة العالية فى الدراسات المبكرة .. يُراجع Chandler (١٩٨٣).

ويُستدل من بعض الدراسات أن الحساسية للحرارة التى تعود إلى بروز الميسم صفة يتحكم فيها عدد محدود من الجينات السائدة، وكانت درجة توريثها عالية.

كما ذكر أن صفة القدرة على العقد ربما يتحكم فيها عدد من الجينات السائدة مع درجة توريث متوسطة على النطاق العريض (٥٤٪)، ولكن منخفضة جدًّا على النطاق الضيق (٨٪). كما أوضحت دراسة أخرى أن تلك الصفة كمية وذات درجة توريث منخفضة (٥٪–١٩٪). وتبين من دراسة ثالثة أن صفة تحمل الحرارة يمكن أن يتحكم فيها عدد قليل من الجينات الرئيسية المتنحية. وترجع تلك التباينات فى نتائج الدراسات الوراثية إلى اختلاف الآباء المستخدمة فى التلقيحات مع وجود تأثير قوى للعوامل البيئية (عن Hall ١٩٩٢).

تربية الفاصوليا

تؤدى الحرارة الأعلى من ٣٠°م نهارًا، أو الأعلى من ٢٠°م ليلاً، أو كلاهما إلى تقليل محصول الفاصوليا الخضراء وخفض جودته. وتتسبب الفترات القصيرة من الحرارة العالية فى إحداث ما يُعرف بالعقد المجزأ split sets فى حقول الفاصوليا الخضراء؛ بسبب سقوط أعضاء التكاثر دون عقد تحت تأثير فترات الحرارة العالية. هذا .. ويكون تأثر حبوب اللقاح بالحرارة العالية أشد من تأثر أعضاء التأنيث.

وتؤثر الحرارة العالية سلبيًّا على أوجه أخرى من مراحل التكاثر الجنسى، مثل انتشار حبوب اللقاح من المتوك، وإنبات حبوب اللقاح، ونمو الأنابيب اللقاحية. ولقد حدث الفشل فى انتشار حبوب اللقاح عندما كانت معاملة الحرارة العالية خلال مرحلة تكوين الجاميطات sporogensis (١٣–١٨ يومًا قبل تفتح الأزهار) فى كل من الأصناف المتحملة والأصناف الحساسة للحرارة. كما لوحظ أن عدد الأنابيب اللقاحية التى تخترق الميسم يقل عندما تسود حرارة عالية من قبل تفتح الأزهار بسبعة أيام حتى يوم تفتحها، ولكن عدد

حبوب اللقاح التى يمكنها اختراق الميسم يظل أكثر من عدد البويضات التى يمكن تلقيحها. وفى ظل ظروف الشدّ الحرارى فإن فرصة البويضات لاستكمال نموها تزداد بالنسبة للبويضات الأقرب للطرف الزهرى للمبيض؛ الأمر الذى قد يكون مرده إلى إعاقة الحرارة العالية لنمو الأنابيب اللقاحية، أو لحساسية عضو التأنيث للحرارة العالية عند تفتح الزهرة، أو لكلا العاملين. كذلك فإن الحرارة العالية عند تفتح الزهرة تعوق الإخصاب ونمو المبيض؛ مما يؤدى إلى إنتاج قرون مشوهة (عن Rainey & Griffiths ٢٠٠٥).

وتبعًا لـ Schaff وآخرين (١٩٨٧) .. فإن سلالات وأصناف الفاصوليا التالية تعد مقاومة للحرارة العالية: P.I.16516، و P.I.281711، و P.I.271997، و P.I.271998، و P.I.285695، و P.I.313241، و P.I.324607، و P.I.324616، و Provider، و Bush Blue Lake.

وقد تمكن Dickson & Petzoldt (١٩٨٨، ١٩٨٩) من الانتخاب للقدرة الجيدة على العقد فى الحرارة العالية؛ بتعريض نباتات الجيل الأول — أثناء الإزهار — لحرارة عالية، وكان تقديرهما لدرجة توريث هذه الصفة — على النطاق العريض — من ١٩٪–٧٩٪ وعلى النطاق الضيق من صفر٪–٢٤٪.

هذا .. ويؤثر التفاعل بين الحرارة والفترة الضوئية فى موعد الإزهار فى الفاصوليا. وقد لوحظت اختلافات وراثية بين أصناف وسلالات الفاصوليا فى تحمل الحرارة العالية خلال مراحل التكاثر الجنسى فى كل من ظروف النهار القصير والنهار الطويل. وقدرت درجة التوريث على النطاق الضيق لصفة عقد القرون فى الفاصوليا الخضراء بنحو صفر إلى ١٤٪، مع بعض السيادة لصفة تحمل الحرارة. وفى دراسة أخرى استنتج أن تحمل الحرارة — معبرًا عنها بإنتاج القرون — ربما تكون صفة بسيطة يتحكم فيها جين واحد أو جينين، ولكن مع بعض التفوق والسيادة. أما فى الفاصوليا الجافة فإنه يُستدل من الدراسات الوراثية أن تحمل الحرارة خلال مرحلة تكوين البراعم الزهرية وعقد البذور صفة معقدة يظهر فيها الكثير من تأثيرات الإضافة، مع بعض التفوق والسيادة، وتأثيرات قوية للعوامل البيئية. وقد قدرت درجات التوريث المحققة بنحو ٣٦٪ لتكوين البراعم الزهرية، و ٢٢٪ لعقد البذور (عنHall ١٩٩٢).

وقد اختبرت عشرة أصناف من الفاصوليا الخضراء لتباينها فى تحمل الشدِّ الحرارى وشدًّا لبرودة، واستخدمت كآباء فى نظام تزاوج داياليل كامل complete diallel. وأعقب إنتاج هجن الجيل الأول (٤٥ هجين شاملة الهجن العكسية) تعريضها والآباء لحرارة ٣٢ ْم نهارًا مع ٢٨ ْم ليلاً – وفى تجربة أخرى – لحرارة ١٦ ْم نهارًا مع ١٠ ْم ليلاً خلال مراحل الإزهار والعقد، وذلك فى مكررات تحت ظروف متحكم فيها، وكانت النتائج كما يلى:

١- لوحظت اختلافات فى المحصول – فى كل من معاملتى الحرارة – بين الآباء والهجن، مع تفوق بعض الهجن على آبائها.

٢- كانت القدرة العامة على التآلف جوهرية – وكذلك القدرة الخاصة على التآلف – فى صفات مكونات المحصول، متضمنة عدد القرون، وعدد البذور بالقرن.

٣- وجدت أدلة على أن صفتى عدد القرون بالنبات وعدد البذور بالقرن تحت ظروف الشدِّ لحرارى (الحرارة العالية والحرارة المنخفضة) مستقلتان فى وراثتهما.

٤- لم تكن التأثيرات الأمية وقوة الهجين جوهريتين فى هاتين الصفتين.

٥- أظهرت سلالة التربية Cornell 502 أعلى قدرة عامة على التآلف فى ظروف شدِّ الحرارة العالية، والصنف Brio أعلى قدرة عامة على التآلف فى ظروف شدِّ البرودة.

٦- كان الهجين Brio x Venture عالى المحصول فى ظروف شدِّ الحرارة وشدِّ البرودة.

٧- كانت صفتا تحمل الحرارة وتحمل البرودة متصاحبتين فى بعض الآباء والهجن، إلاّ أن الصفتين لم يكونا – عمومًا – مرتبطتين؛ بما يعنى ضرورة الانتخاب المنفرد لكل منهما (Rainey & Griffiths ٢٠٠٥).

تربية اللوبيا

طُوِّرت طريقة لتربية اللوبيا لتحمل الحرارة العالية خلال مرحلة إنتاج القرون،

واستخدمت فى تربية صنف اللوبيا California Blackeye No.27 (اختصارًا: CB27). يتميز هذا الصنف بالقدرة على تحمل الحرارة العالية خلال مرحلة إنتاج القرون والقدرة على إنتاج محصول عالٍ من البذور — أعلى عن غيره من الأصناف — تحت ظروف الحرارة العالية فى الحقل. ولأجل الانتخاب لتلك الصفة كانت النباتات تقيم تحت ظروف حرارة الليل العالية والنهار الطويل فى الصوبات أو فى الحقل المكشوف صيفًا. وترجع أهمية النهار الطويل فى تأمينه التعرض لأضرار الحرارة العالية عما يمكن أن يتحقق فى نهار قصير. ونظرًا لأن صفة التحمل تلك بسيطة ومتنحية فإن انتخاب أى نبات فى الجيل الثانى يعنى ثبات تلك الصفة فى الأجيال التالية.

أما القدرة على تحمل الحرارة العالية أثناء عقد القرون، فعلى الرغم من كونها صفة بسيطة سائدة فإن درجة توريثها المتحققة realized heritability منخفضة؛ مما يجعل إدخال تلك الصفة فى الأصناف التجارية أمرًا صعبًا. كما يبدو أن تلك الصفة يتحكم فيها — كذلك — بعض الجينات الثانوية. وقد تطلب تثبيت صفة القدرة على تحمل الحرارة العالية أثناء العقد عدة أجيال من الانتخاب بين العائلات ثم انتخاب النباتات الفردية فى تلك العائلات.

وقد وجد أن صفة القدرة على تحمل الحرارة العالية أثناء عقد القرون ترتبط ببطء تسرب الأيونات من الأقراص الورقية عند تعرضها لشدٍّ حرارى؛ بما يعنى أن لصفة عقد القرون فى الحرارة العالية علاقة بالثبات الحرارى للأغشية الخلوية. وقدرت صفة درجة التوريث المتحققة realized heritability للتسرب الأيونى من الأوراق فى ظروف الشدّالحرارى بنحو ٠,٢٨–٠,٣٤ ولارتباط بين تلك الصفة وعقد القرون تحت نفس الظروف بنحو -٠,٣٦ ويعطى ذلك درجة توريث متحققة غير مباشرة — عند استخدام بطء تسرب الأيونات للانتخاب للعقد — مقدارها ٠,١٠–٠,١٢ فقط، وهى أقل من درجة التوريث المتحققة للانتخاب المباشر لعقد القرون، والتى قدرت بنحو ٠,٢٦ ومن جانب آخر .. فإن التباينات بين التراكيب الوراثية للوبيا فى صفة التسرب الأيونى وجدت فى كل ظروف الاختبارات من حرارة معتدلة ونهار طويل، وحرارة مرتفعة ونهار قصير؛ بما

يعنى إمكان إجراء الانتخاب على مدار العام، وبما يسمح بزراعة أكبر عدد من الأجيال للانتخاب لتحمل الحرارة سنويًا (Hall ٢٠٠٤، و Hall ٢٠١١).

هذا .. وتقسم أصناف وسلالات اللوبيا من حيث تحملها للحرارة العالية في فترات ضوئية معينة إلى مجموعتين رئيسيتين، هما:

مجموعة ١: تشمل أصناف وسلالات كلاسيكية محايدة للفترة الضوئية؛ لأن العقدة التى يتكون عندها أول البراعم الزهرية لا يتأثر موقعها بالفترة الضوئية. وجميع هذه التراكيب الوراثية مبكرة لأنها تكون أول براعمها الزهرية عند العقدة الأولى إلى السادسة.

مجموعة ٢: تشمل أصناف وسلالات كلاسيكية قصيرة النهار؛ لأن نباتاتها فى الفترات الضوئية التى تزيد عن حد حرج إما إنها تبقى خضرية، وإما إنها تكون أول براعمها الزهرية عند عقدة مرتفعة على الساق الرئيسى.

ولقد قسمت سلالات وأصناف المجموعة الأولى إلى ثلاث تحت مجموعات، كما يلى:

تحت مجموعة ١أ: تشمل أصناف وسلالات شديدة التحمل للحرارة العالية، حيث تزهر وتعقد قرونها فى الحرارة العالية سواء أكان النهار قصيرًا أم طويلاً.

تحت مجموعة ١ب: تشمل أصناف وسلالات بها قدرة جزئية على تحمل الحرارة العالية؛ حيث يكون إزهارها شبه طبيعى فى الجو الحار أيًا كانت الفترة الضوئية، إلا إنها لا تعقد قرونًا فى الجو الحار مع النهار الطويل، بينما يكون عقد القرون متوسطًا فى الجو الحار مع النهار القصير.

ويستدل من الدراسات الوراثية على أن الفرق فى عقد القرون بين تحت المجموعتين ١أ، و ١ب يتضمن مالا يقل عن جينين متنحيين (p2، و p3) يتحكمان فى تحمل الحرارة خلال الفترات المبكرة لعقد القرون، مع تفاعل مع الفترة الضوئية، وجين سائد (Ha) يتحكم فى تحمل الحرارة خلال الفترات التالية من عقد القرون. وقد كانت

تقديرات درجتى التوريث على النطاق الضيق والمتحققة realized – بالنسبة للصفة الأخيرة – متشابهتين ومنخفضتين (٠,٢٤–٠,٢٩)، على الرغم من أن الانعزالات كانت دالة على وجود جين واحد رئيسى.

تحت مجموعة ١جـ: تشمل أصناف وسلالات يُثبَّط فيها تكوين البراعم الزهرية فى النهار الحار الطويل، ولا تتكون فيها – فى تلك الظروف – أى أزهار متفتحة. ويستدل من الدراسات الوراثية على تحكم جين واحد سائد (Pt1) فى تثبيط تكوين البراعم الزهرية فى الحرارة العالية، مع تأثير مطلق للفترة الضوئية؛ ذلك لأن البراعم الزهرية يكون تكوينها طبيعيًّا فى النهار الحار القصير.

وقد تبين من دراسات الأشعة الحمراء وتحت الحمراء أن مكونات نظام الفيتوكروم هى المسئولة عن حالة كلاسيكية من الحساسية لظروف الفترة الضوئية القصيرة فى أصناف وسلالات كلا من مجموعة ٢، وتحت مجموعة ١ب، وتحت مجموعة ١جـ.

ويتطلب إنتاج أعداد كبيرة من الأزهار والقرون فى النهار الحار الطويل وجود مجموعة من الجينات المتنحية (p1، و p2، و p3) وجين سائد (Ha).

ومن بين سلالات اللوبيا ذات القدرة العالية جدًّا على تحمل الحرارة العالية خلال مرحلتى تكوين البراعم الزهرية وعقد القرون السلالة TVu 4552. هذه السلالة حساسة للحرارة العالية أثناء تكوين البذور، حيث يتغير لون أغلفتها. يتحكم فى هذه الصفة جين سائد (Hbs)، مستقل عن جين Pt1 الذى يتحكم فى الحساسية للحرارة العالية خلال مرحلة تكوين البراعم الزهرية.

وتُظهر أصناف وسلالات المجموعة ٢ حساسية كلاسيكية للفترة الضوئية القصيرة، وهى فى النهار الحار الطويل إما إنها لا تتهيأ فيها البراعم الزهرية للتكوين، وإما أنها تُثبِّط كلية. أما فى النهار القصير فإن تلك الأصناف والسلالات تظهر اختلافات فى العقدة التى يظهر عندها أول البراعم الزهرية، وفى مدى تحمل الحرارة خلال المراحل المبكرة لتكوين البراعم وعقد القرون (Hall ١٩٩٢).

تربية الأرز

وجدت اختلافات وراثية بين أصناف وسلالات الأرز فى القدرة على تحمل الحرارة العالية، كما وجد ارتباط جوهرى عالٍ بين عقد الزهيرات وعدد حبوب اللقاح/ميسم، وكذلك أظهرت السلالات المتحملة للحرارة قدرة أكبر على انتثار حبوب اللقاح تحت الظروف الأفضل عن السلالات الحساسة. وقد قدرت درجة التوريث لصفة تحمل الحرارة بنحو ٧٦٪ على النطاق العريض، و ٧١٪ على النطاق الضيق؛ بما يعنى أن معظم التباين الوراثى إضافى. كذلك تبين أن درجة التوريث على النطاق العريض لصفة عدد حبوب اللقاح/ميسم ٨٤٪، ولصفة نسبة الحبوب المتلئة ٦٩٪، وتلك تقديرات عالية، كما قُدِّر معامل الارتباط المورفولوجى والوراثى بين الصفتين بنحو ٠,٥٨، و ٠,٦٥ على التوالى؛ بما يعنى أن الانتخاب للقدرة العالية لصفة انتثار حبوب اللقاح يمكن أن يكون فعالاً فى زيادة القدرة على تحمل الحرارة العالية فى صورة نسبة الحبوب المتلئة. وقد أظهرت انعزالات الجيل الثانى فى صفة عدد حبوب اللقاح/ميسم أن تلك الخاصية من تحمل الحرارة متنحية ويتحكم فيها عديد من الجينات، ولكن بدا أن هناك جينات أخرى إضافية تتحكم فى صفة نسبة الحبوب المتلئة (Hall ١٩٩٢).

وراثة تحمل الحرارة العالية

تباينت كثيرًا الخصائص التى اتخذت أساسًا لتحمل الحرارة العالية، وتباينت معها وراثة تلك الخصائص فى مختلف المحاصيل، كما يلى:

١- فى الذرة كان الاعتماد على خاصية استعادة الحالة الطبيعية للنبات بعد ٦ ساعات من التعرض لحرارة ٥٢ °م، وكانت تلك الصفة سائدة جزئيًّا.

٢- فى الطماطم كان الاعتماد على عدد من الصفات تحت ظروف الشدّ الحرارى، كما يلى:

أ- نسبة عقد الثمار: كانت هذه الصفة كمية مع وجود تأثير إضافى للجين ودرجة توريث متوسطة.

ب- عدد الأزهار بالنبات: كانت هذه الصفة كمية وذات درجة توريث عالية، وتحكم في العدد الكبير من الأزهار جينات متنحية.

جـ- عقد البذور: كانت هذه الصفة كمية وكان تأثير السيادة أكثر أهمية، كما ظهر فيها أيضًا التفوق بين الجينات.

د- بروز الميسم: كانت هذه الصفة كمية ويتحكم فيها جينات سائدة جزئيًا، وكانت الصفة ذات درجة توريث عالية.

٣- في الفاصوليا اتخذت صفة عدد القرون بالنبات (بعد التعرض لحرارة ٣٨-٤٣°م نهارًا في صوبة زجاجية، مع شد جفافي) كأساس لتحمل الحرارة، وتحكم في هذه الصفة ١-٢ جين سائد مع وجود تفوق.

٤- في الأرز كان الاعتماد على صفة عقد البذور (عند تفتح الأزهار على ٣٨°م نهارًا/٢٧°م ليلاً)، وفيها كانت القدرتان العامة (GCA) والخاصة (SCA) على التآلف جوهريتين، ودرجة التوريث ٧٠٪، وكانت تلك الصفة مرتبطة إيجابيًا مع كمية حبوب اللقاح المتواجدة على الميسم.

٥- في فول الصويا كان الاعتماد على خاصية الثبات الحراري للأغشية البلازمية (باتباع طريقة التوصيل الكهربائي)، وكانت الصفة كمية وتأثير الجينات إضافي بصورة أساسية، كما كانت درجة توريث الصفة عالية.

٦- في الفاصوليا العادية كانت — كذلك — صفة الثبات الحراري للأغشية البلازمية كمية وتأثير الجينات إضافي بصورة أساسية، كما وجدت ظاهرة التفوق في بعض التلقيحات وقدرت درجة التوريث بنحو ٦٠٪ (Singh ١٩٩٣).

٧- الكرنب الصيني:

أمكن إنتاج صنف من الكرنب الصيني قادر على إنتاج رؤوس مندمجة في ظروف الحرارة العالية، وتبين أن تلك الصفة يتحكم فيها عامل وراثي واحد متنحٍ.

٨- البطاطس:

أمكن انتخاب سلالات خضرية من البطاطس قادرة على إنتاج محصول عال جدًا من الدرنات فى ظروف الحرارة العالية. وفى دراسة قيم فيها ٣١٩ سلالة من ٥٩ نوعًا من الجنس *Solanum* المنتجة للدرنات انتخبت ٦ سلالات من ٤ أنواع كانت قادرة على تحمل حرارة بين ٣٠، و ٤٠°م فيما يتعلق بالنموين الخضرى والدرنى.

٩- القمح:

وجدت اختلافات وراثية بين أصناف وسلالات القمح الربيعى فى ظروف الحرارة العالية، وتميزت السلالات المتحملة بإنتاجها لعدد أكبر من الحبوب بالسنبلة. وفى أقماح الشتاء وجدت اختلافات وراثية فى كل من فلورة الكلوروفيل والثبات الحرارى للأغشية البروتوبلازمية فى ظروف الحرارة العالية. وتبين أن وراثة صفة فلورة الكلوروفيل معقدة ويتحكم فيها عوامل نووية وسيتوبلازمية، مع تفاعلات (Hall ١٩٩٢).

الهندسة الوراثية لتحمل الحرارة العالية

لقد أكدت دراسات الهندسة الوراثية أن القدرة على تحمل الشدِّ الحرارى صفة كمية، وعلى الرغم من أن التحويل الوراثى بجين واحد أكسب النباتات قدرة إضافية على تحمل الشدِّ الحرارى فى ظروف خاصة ومحددة، فإن ذلك التحول لم تظهر له آثار يمكن أن يعوَّل عليها كثيرًا تحت ظروف الحقل.

وتستخدم فى عمليات التحول الوراثى الجينات التى تتحكم فى إنتاج بروتينات خاصة فى النباتات لدى تعرضها للصدمات الحرارية، وهى التى تعرف باسم heat-shock proteins، وتعرف منها أنواعًا كثيرة. ويبين جدول (٥-٣) عددًا من تلك الجينات، والبروتينات التى تتحكم فى إنتاجها، والنباتات التى حولت وراثيًا بها.

جدول (٥-٣): جينات التحول الوراثى لأجل تحمل الحرارة العاليـة (عـن Slater وآخـرين ٢٠٠٣).

النبات المحول وراثيًا	البروتين الذى يتحكم الجين فى إنتاجه	الجين
Arabidopsis	Heat-shock transcription factor HSF1::GUS fusion	*AtHSF1*
Arabidopsis	HSP100 class heat-shock protein	*Hsp101*
Arabidopsis	HSP70 class heat-shock protein	*Hsp70*
الجزر	SmHSP small heat-shock protein family	*Hsp17.7*
التبغ	Class I smHSP	*T1.HS1*

كذلك وجد أن الأغشية البروتوبلازمية للنباتات الراقية تحتوى على تركيز عـالٍ غـير عادى من الـ trienoic fatty acids (أحمـاض دهنيـة بهـا ثـلاث روابـط cis مزدوجـة)، ويزداد تركيز تلك الفئة من الأحماض الدهنية بالأغشية الخلوية للنباتات التى تنمـو فـى الأجواء الباردة. وعندما حوِّلت نباتات التبغ وراثيًّا، بحيث تم إيقاف عمل الجـين الـذى يشفر لتكوين الإنزيم chloroplast omega-3-fatty acid desaturase، الـذى يعمـل علـى تمثيل الـ trienoic fatty acids .. انخفض تركيز تلك الأحماض منها، وكانت أكثر قدرة على تحمل الحرارة العالية عـن النباتـات التـى لم تُحـوَّل وراثيًّـا (Murakami وآخـرون ٢٠٠٠).

ويبين جدول (٥-٤) مزيدًا من حالات التحول الوراثى لتحمل الحرارة العالية.

جدول (٥-٤): بعض حالات التحولات الوراثية لتحمل الشدّ الحرارى وشدّ البرودة فى النباتات (عن Iba ٢٠٠٢)

التأثير على تحمل حالات الشدّ البيئى	النباتات المحولة وراثيًا	وظائف الجين المنقول
		بروتينات الصدمة الحرارية: **Heat shock proteins**
تحمل الحرارة العالية	*Arabidopsis*	Shock transcription factor (ATHSF1)
تحمل الحرارة العالية	الجزر	Small heat shock protein (Hsp17.7)
		المركبات النشطة فى الأكسدة: **Active oxygen species**

تابع جدول (٥-٤).

وظائف الجين المنقول	النباتات المحولة وراثيًا	التأثير على تحمل حالات الشدّ البيئى
Mn-superoxide disutase	البرسيم الحجازى	تحمل الحرارة المنخفضة والتجمد
Fe-superoxide dismutase	البرسيم الحجازى	تحمل الحرارة المنخفضة والتجمد
Glutathione S-transferase/Glutathion peroxidase	التبغ	تجمل الحرارة المنخفضة والملوحة
المواد الذائبة المتوافقة: Compatible solutes		
Betaine aldehyde dehydrogenase	الأرز	تحمل الحرارة العالية والمنخفضة والملوحة
Choline oxidase	*Arabidopsis*	تحمل الحرارة العالية والمنخفضة والملوحة
دهون الأغشية الخوية: Membrane lipids		
Glycerol-3-phosphate acyltransferase	التبغ	تحمل الحرارة المنخفضة
Glycerol-3-phosphate acyltransferase	الأرز	تحمل الحرارة المنخفضة
Chloroplast ω-3 fatty acid desaturase	التبغ	تحمل الحرارة العالية والمنخفضة
Endoplasmic reticulum ω-3 fatty acid desaturase	الأرز	تحمل الحرارة المنخفضة
D9 desaturase	التبغ	تحمل الحرارة المنخفضة
منشطات التشفير: Trancriptional factors (activators)		
Transcriptional activator (CBF1)	*Arabidopsis*	تحمل التجمد
Cis-acting promoter element (DREB1A)	*Arabidopsis*	تحمل التجمد والجفاف والملوحة
Zinc finger protein (SCOF-1)	التبغ	تجمل الحرارة المنخفضة
Transcriptional activator (AB13)	*Arabidopsis*	تحمل التجمد

الفصل السادس

القدرة على العقد البكرى للثمار

تعنى القدرة على العقد البكرى Parthenocaarpic Fruit Set — أى تكوين ثمار خالية من البذور — القدرة على العقد فى جميع الظروف البيئية غير المناسبة، سواء أكانت الحرارة مرتفعة، أم منخفضة؛ وبذا .. فإن العقد البكرى يعد تأقلمًا — من جانب النبات — لتحمل الظروف البيئية غير المواتية للعقد الطبيعى. ويتحكم فى القدرة على العقد البكرى جينات يُعبر عنها فى كل من المبيض أو حبوب اللقاح أو فى كليهما.

هذا .. ويتراوح عدد الجينات التى يُعرف تعبيرها فى حبوب اللقاح بين مئات قليلة إلى نحو ثمانية آلاف (Becker & Feijo ٢٠٠٧). ولقد أمكن اكتشاف ١٣٣ بروتينًا مختلفًا فى حبوب لقاح الطماطم، ووجد لدى تقسيمها حسب وظائفها البيولوجية أن غالبيتها ارتبطت بالآليات الدفاعية، وتحولات الطاقة، وتمثيل واستخدام البروتين، وتكوين هيكل السيتوبلازم، وإشارات الكالسيوم Ca^{2+} signalling، وكمسببات للحساسية. وتلعب تلك البروتينات دورًا فى قدرة حبة اللقاح على البقاء، ثم على الإنبات والنمو (Sheoran وآخرون ٢٠٠٧).

العقد البكرى فى الطماطم

تُستخدم الأوكسينات ونظائر الأوكسينات لإنتاج ثمار طماطم بكرية العقد، ولزيادة حجم الثمار غير الملقحة جيدًا. هذا إلاّ أن الأوكسين يجب أن تُعامل به العناقيد الزهرية كل على انفراد لأنه يسبب تشوهات شديدة بالنموات الخضرية إذا ما عُوملت به، كما أنه يثبط استمرار الإزهار، وغالبًا ما تكون الثمار الناتجة من المعاملة به رديئة النوعية.

إن تكوين البذور يمثل جزءًا رئيسيًّا من تكون الثمار؛ فالبذور النامية تحفز زيادة الخلايا فى الحجم من خلال تمثيلها للأوكسين وجزيئات أخرى غير معروفة. وتتحكم

نواتج النشاط الأيضى المصاحبة لنمو الجنين فى معدل انقسام الخلايا فى أنسجة الثمرة المحيطة بالبذور. ويؤثر عدد البذور المتكونة فى حجم الثمرة النهائى ووزنها. وبذا .. فإن خلو الثمار من البذور قد يكون مصاحبًا بتغيرات غير مرغوب فيها فى صفات جودة الثمار (عن Martinelli وآخرين ٢٠٠٩).

والحل البديل لمشكلة عقد الثمار اللجوء إلى صفة العقد البكرى الاختيارى الوراثى الذى يسمح بعقد ثمار بذرية إذا حدث الإخصاب، وثمار غير بذرية فى الظروف التى لا تناسب التلقيح.

تتوفر صفة القدرة على العقد البكرى فى عدد من أصناف وسلالات الطماطم. وقد حُصِلَ عليها — غالبًا — من أحد مصدرين؛ هما: الهجن النوعية بين الطماطم وكل من النوعين *L. hirsutum*، و *L. peruvianum*، وباستحداث الطفرات. فمثلاً .. حُصِلَ على الصنف الروسى سيفيريانين Severianin ذى القدرة العالية على العقد البكرى من الهجين النوعى:

Byzon × (Grnutovij Gribovskuj × *L. hirsutum*)

يتميز هذا الصنف بالقدرة على العقد البكرى فى جميع الظروف غير المناسبة للعقد، وبأن أعضاء أزهاره الجنسية — الذكرية والأنثوية — خصبة بدرجة عالية (Philouze & Maissonneuve ١٩٧٨). وقد وجدت Philouze (١٩٨١) أن هذه الصفة يتحكم فيها جين واحد متنح أعطى الرمز pat-2؛ تمييزًا له عن الجين pat (نسبة إلى Parthenocrpy أى العقد البكرى)، الذى وجد فى سلالات أخرى تعقد بكريًّا. وقد تأكدت وراثة صفة العقد البكرى فى الصنف سيفيريانين فى دراسات أخرى لكل من Lin (١٩٨٢)، و Hassan وآخرين (١٩٨٧). هذا .. إلا أن Vardy وآخرين (١٩٨٩أ) توصلوا من دراستهم إلى أن صفة العقد البكرى فى الصنف سيفيريانين يتحكم فيها جينان متنحيان، أحدهما الجين pat-2 — وهو جين رئيسى — والآخر هو الجين mp، وهو ثانوى، ويؤثر فى ظهور صفة العقد البكرى عند وجود الجين pat.

وقد عقد هذا الصنف بكريًّا فى مصر خلال شهرى يناير وفبراير بالقناطر، وتفوق على

الأصناف UC 82، و Peto 86، و VF145-B-7879، و Floradade، وسلالة التربية UC78W29 في كل من نسبة العقد تحت ظروف الحرارة المنخفضة، والمحصول المبكر خلال شهر أبريل (Hassan وآخرون ١٩٨٧). وقد أوضحت دراسات Lin وآخرين (١٩٨٤) أن العقد البكرى فى الصنف سيفيريانين صفة اختيارية؛ حيث إنها تنتج ثمارًا عادية فى الظروف المناسبة للعقد، وثمارًا بكرية فى الظروف غير المناسبة لذلك، مثلما تكون عليه الحال فى ظروف ارتفاع درجة الحرارة ليلاً ونهارًا. هذا .. برغم أن الحرارة العالية لم تكن لها تأثيرات سيئة على الجاميطات أو تركيب الزهرة؛ وهو ما يعنى أن الظروف البيئية المحفزة للعقد البكرى تؤثر فى الأنسجة الجرثومية sporophytic tissues للزهرة، وليس فى أنسجتها الجاميطية gametophytic tissues.

وتأكيدًا لذلك .. وجد Scott & George (١٩٨٤) أن المعاملات التى تمنع التلقيح (مثل الخصى، وإزالة الميسم، وإزالة الأطراف البعيدة لكل من قلم الزهرة والأسدية) منعت تكوين البذور، ولكنها لم تمنع عقد الثمار. هذا بينما لم يكن للتلقيح – بحبوب لقاح فقدت حيويتها بمعاملة حرارية – أى تأثير فى نسبة العقد البكرى. وقد استخدم الباحثان فى هذه الدراسة الصنف سيفيريانين وسلالة أخرى – هى PSET-1 – تحمل نفس الجين pat-2، وسلالة ثالثة ألمانية تعقد بكريًا – هى RP 75/59 – وتختلف فى جينات العقد البكرى.

وقد درس Hassan وآخرون (١٩٨٧) الاختلافات بين الصنف سيفيريانين والأصناف البرية UC 82، و VF145-B-7879، والهجن بينها فى محتوى مبايض الأزهار من الجبريلينات الكلية الحرة، ووجدوا أنها تبلغ فى الصنف سيفيريانين نحو ثلاثة أمثال أىٍ من الصنفين الآخرين. ولم تلاحظ فروق واضحة بين نباتات الجيل الأول ونباتات الآباء البذرية، أو بين محتوى الهجن والهجن العكسية فى محتوى مبايض الأزهار من الجبريللينات الكلية الحرة؛ الأمر الذى يتمشى مع نتائج الدراسات الوراثية من أن الصفة متنحية، ويدلل على أهمية المحتوى المرتفع من الجبريللينات للعقد البكرى للثمار فى الطماطم.

هذا .. وكان الجين pat قد ظهر كطفرة فى أحد أصناف الطماطم الإيطالية (عن Mapelli ١٩٧٩) لدى معاملتها بالـ ethylmethane sulphonate. تبعد هذه الطفرة بمقدار ٠,١٢ وحدة عبور من الجين sha (نسبة ال short anthers أى الأسدية القصيرة). كما ظهرت طفرة آليلية لهذا الجين (sha) أعطيت الرمز sha-pat؛ نتيجة للمعاملة بالمركبات الكيميائية المطفرة فى السلالة رقم 2524. وكلتا الطفرتين pat، و sha-pat تنتج ثمارًا بكرية، وتتميز بالعقم الأنثوى. وظهرت كذلك طفرة طبيعية قادرة على العقد البكرى — أطلق عليها اسم Montfavet 191 فى إحدى سلالات الطماطم الطبيعية. وتتميز هذه الطفرة بأن متوكها قصيرة — كما فى طفرة sha — ولكنها تعقد بكريًّا — كما فى الطفرة shat-pat (السلالة 2524). وبتلقيح هذه الطفرة مع السلالة sha-pat الأصلية كانت نباتات الجيل الأول ذات أسدية قصيرة، وأنتجت ثمارًا بكرية؛ مما يدل على أن الطفرة Montfavet 191 — التى ظهرت تلقائيًّا — تحمل نفس الجين shat-pat الذى يوجد فى السلالة الأصلية (Pecaut & Philouze ١٩٧٨).

وتعد السلالة الألمانية RP 75/59 من السلالات التى تعقد ثمارًا بكرية طبيعية المظهر فى الظروف غير المناسبة للعقد، ولكنها تعقد ثمارًا طبيعية فى الظروف البيئية المناسبة للعقد؛ وهى تتشابه فى ذلك مع الصنف سيفيريانين.

وقد أظهرت دراسات Philouze & Maisonneuve (١٩٧٨أ) بفرنسا أن صفة العقد البكرى فى هذه السلالة متنحية، ولا يتحكم فيها أى من الجينات sha، أو pat، أو pat-2. وتبعًا لـ Ho & Hewitt (١٩٨٦) .. فإن Philouze قد أوضحت عام ١٩٨٣ أن صفة العقد البكرى فى السلالة الألمانية RP 75/59 يتحكم فيها ثلاثة جينات متنحية ذات تأثير إضافى، وأكدت ذلك دراسات Vardy وآخرين (١٩٨٩).

يتبين مما تقدم أن أفضل مصدرين للعقد البكرى الاختيارى فى الطماطم هما الصنف الروسى Severianin الذى يحتوى على الحين pat-2، والسلالة الألمانية التى تحتوى — كما بينت دراسات أجريت عليها — على الجينين pat-3، و pat-4. لكن يعاب على هذين المصدرين عدم وجود معلمات وراثية لهما، وصعوبة إكثار السلالات البكرية العقد

بسبب قوة الظاهرة فيها، كما يُعتقد بأن تلك الجينات لها — كذلك — تأثيرات سلبية على جودة الثمار (عن Carmi وآخرين ٢٠٠٣).

ويستفاد من الدراسات التى أجريت على صفة العقد البكرى للسلالة الألمانية 75/59 أن الجينين pat-3، و pat-4 ينعزلان بصورة مستقلة عن بعضهما البعض، وأن التركيب الوراثى المتنحى الأصيل، والتركيبين pat-3 pat-3 + pat-4، و pat-4 pat-4 pat-3 + جميعها تعطى ثمارًا بكرية (Nuez وآخرون ١٩٨٨).

وفى الولايات المتحدة .. أنتج Baggett & Fraizer (١٩٨٢) السلالة Oregon 11 التى تعطى ثمارًا بكرية فى الجو البارد بنسبة ٦٦٪. تتميز ثمارها البكرية بأنها صلبة ولحمية، ونادرًا ما تكون مفصصة، أو تظهر بها جيوب. يبلغ متوسط وزن الثمرة حوالى ٣٠ جم، ومتوسط قطرها من ٣,٥–٤ سم، ويوجد بها ٣–٤ مساكن؛ وهى جيدة الطعم واللون، ذات جلد سميك ولكنه يتشقق أحيانًا. كذلك أنتجت السلالة Oregon T5-4 التى تعقد ثمارًا بكرية بنسبة ٣٠٪ فى الجو البارد، وثمارًا عادية فى الجو العادى، إلا أنها تختلف عن الصنف سيفيريانين فى احتياج أزهارها إلى التلقيح لكى تعقد بكريًّا فى الجو البارد.

وقد وجد Kean & Baggett (١٩٨٦) أن صفة العقد البكرى فى هذه السلالة متنحية، ويتحكم فيها زوجان من العوامل الوراثية، يختلفان عن الجين pat-2. هذا .. وقد اكتسبت سلالات أوريجون صفة العقد البكرى من الصنف الكندى Farthest North.

وبينما لا توجد — حاليًّا — أصناف تعقد بكريًّا وتصلح للزراعة التجارية إلا أن تلك الصفة تتوفر فى عدة مصادر، ويمكن تقسيمها — حسب درجة العقد البكرى بها — كما يلى (عن Ho & Hewitt ١٩٨٦):

١– درجة العقد البكرى منخفضة، وتتوفر فى: Atom، و Bubjekosoko، و Sub Arctic Plenty، و Oregon Cherry، و Pobeda.

٢- درجة العقد البكرى متوسطة، وتتوفر فى: Lycopera، و Earlinorth، و Oregon T5-4، و Parteno.

٣- درجة العقد البكرى عالية، وتتوفر فى: RP 75/59، و Severianin.

ومن مصادر العقد البكرى الأخرى فى الطماطم الجين pat الذى يتوفر فى الصنف Sorcssi (أو Monifavet 191)، وسلالتى IVT رقما 1، 2 اللذان يعطيان مستوى أعلى وأكثر ثباتًا من العقد البكرى عما توفره كلا من Sorcssi، و Severianin. ولقد طوِّرت السلالة IVT-1 من تهجين بين *Solanum habrochaites* (سابقًا: *Lycopersicon hirsutum*) والطماطم (*Solanum* lycopersicum) أُتبع بعدة تهجينات رجعية للطماطم (عن Harza & Dutta ٢٠١٠).

هذا .. ويسود الاعتقاد بأن العقد البكرى فى السلالة IVT-1 يتحكم فيه جين واحد متنح. أما فى السلالة IVT-2 (التى حُصل عليها من تهجين بين *Solanum peruvianum* والطماطم) فقد افترض أن صفة العقد البكرى فيها كمية.

كذلك وجد أن العقد البكرى فى السلالة IL5-1 — التى طوِّرت من تهجين بين *S. harbochaites* والطماطم يتحكم فيه جينان أحدهما على الكروموسوم ١ (pat 4.1) والآخر على الكروموسوم ٥ (pat 5.1).

وعلى الرغم مما ثبت من أن العقد البكرى فى الصنف Severianin يتحكم فيه جين واحد متنح (pat-2)، فإن جينًا آخر (mp) يؤثر وهو فى الحالة المتنحية الأصيلة على تعبير الجين pat-2. ولقد وجد أن الجين pat يقع على الذراع الطويل للكروموسوم الثالث.

ولقد استخدم الجين pat-2 فى إنتاج الأصناف البكرية العقد Oregon Pride، و Oregon Star، و Siletz (عن Hazra & Dutta ٢٠١٠).

وتبين من دراسات أجريت على صنف الطماطم Oregon Pride أن العقد البكرى فيه اختيارى (صنِّفت الثمار التى تحتوى على ٢٠ بذرة منه على أنها بكرية العقد)، وأنه

يوجد جين آخر — أُعطى الرمز ii — يؤثر فى الجين pat-2 المسئول عن العقد البكرى، ولا يوجد ارتباط بينهما (Hazra & Dutta ٢٠١٠).

هذا .. وبعد إنتاج الأوكسينات والجبريللينات فى مبايض الأزهار الحاملة لأى من تلك الطفرات (pat، و pat-2، و pat-3/pat-4) هو العامل الأساسى فى العقد البكرى فيها (Gorguet وآخرون ٢٠٠٥).

ولقد أمكن تحويل الطماطم وراثيًّا بجين العقد البكرى DefH9-iaaM الذى يتكون من الجين iaaM (من *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*) تحت التحكم الوراثى لـ De/H9 وهو promoter متخصص فى كل من المشيمة والمبيض (من *Anthirrhinum majus*). يشفر الجين iaaM لتمثيل الإنزيم tryptophan monoxidase الذى يُنتج الـ indolacetamide، الذى يتحول — إما إنزيميًّا أو كيميائيًّا — إلى إندول حامض الخليك indole-3-acetic acid. ووجد أن التعبير عن الجين DefH-iaaM يؤدى إلى إنتاج ثمار بكرية فى كل من الطماطم والباذنجان والتبغ (عن Ficcadenti وآخرين ١٩٩٩).

وفى الطماطم كانت النباتات المحولة وراثيًّا بهذا الجين قادرة على عقد الثمار فى غياب عملية الإخصاب وفى الأزهار المخصية، ولكن أعطيت الأزهار التى لقِّحت ثمارًا بذرية. هذا .. ولم يختلف الوزن الطازج للثمار بكرية العقد أو محتواها من المواد الصلبة الذائبة أو pH عصيرها عما فى الثمار البذرية (Ficcadenti وآخرون ١٩٩٩).

كذلك أمكن التعبير عن الجين rolB من *Agrobacterium rhizogenes* فى مبيض الطماطم، واختير هذا الجين لأن النباتات المحولة وراثيًّا به تُظهر عدة مظاهر للمعاملة بالأوكسين، فالثمار تكون بكرية العقد وطبيعية المظهر من حيث الحجم والشكل واكتمال تكوين المادة الجيلاتينية فى المساكن (Carmi وآخرون ٢٠٠٣).

وعندما حُوِّل صنف الطماطم UC 82 وراثيًّا بالجين DefH9-Ri-iaaM — من *A. tumefaciens* — بحيث لم يُعبَّر عنه إلاّ فى المبيض — أُنتجت ثمارًا بكرية العقد قل فيها عدد البذور إلى حوالى عُشر العدد الطبيعى، ولم تختلف تلك الثمار عن نظيراتها

غير المحولة وراثيًّا فى أى من الصفات التى دُرست، وهى: اللون والصلابة ونسبة المادة الجافة ونسبة المواد الصلبة الذائبة الكلية والـ pH والحموضة المعايرة والأحماض العضوية والليكوبين والتوماتين والفينولات الكلية ومحتواها من مضادات الأكسدة، ولكنها كانت أعلى فى محتواها من االبيتاكاروتين (Rotino وآخرون ٢٠٠٥).

كما تبين لدى مقارنة ثمار نباتات صنف الطماطم MicroTom المحولة وراثيًّا بأى من الجينين iaaM (من *A. tumefaciens*)، و rolB (من *A. rhizogens*) بطريقة لا تسمح لها بالتعبير إلاّ فى مبايض الأزهار، أن ثمارهما كانت بكرية العقد واختلفت عن ثمار النباتات غير المحولة وراثيًّا فى عديد من الأحماض الدهنية والأحماض الأمينية ونواتج أيضية أخرى (Martinelli وآخرون ٢٠٠٩).

العقد البكرى فى الفلفل

إن من أهم مشاكل إنتاج الفلفل الحلو ظاهرة دورات الفورات الإنتاجية flushing التى تتبادل مع دورات ينخفض فيها الإنتاج بشدة، والتى تستمر كل منها لأسابيع. وهذا الإنتاج غير المنتظم جعل من غير الممكن للمزارعين توفير الطلب الأسبوعى المنتظم على المحصول.

تعود هذه الظاهرة إلى عقد عدة ثمار فى وقت متقارب؛ حيث يؤدى تواجد هذه الثمار النشطة النمو إلى تثبيط عقد ونمو ثمار جديدة بسبب منافسة الثمار العاقدة على الغذاء المجهز، ولسيادتها على غيرها فى النمو بسبب ما يواكب عقدها ونموها من إنتاج لمنظمات نمو نباتية. نجد أن الأزهار التى يُنتجها النبات خلال تلك الفترة تفشل غالبًا فى العقد، ولا يحدث العقد الجديد إلا بعد أن تكمل الثمار الأولى فى التكوين نموها، وتنخفض احتياجاتها من الغذاء المجهز، وما يتبع ذلك من انخفاض فى قدرتها على جذب الغذاء إليها. ويعنى ذلك أن فى ساق نبات الفلفل تحمل بعض العقد ثمارًا، بينما لا تحمل مجموعة من العقد المجاورة لها أية ثمار.

وإلى جانب ظاهرة جذب الثمار النامية للغذاء المجهز إليها، فإن الشدّ البيئى، مثل

ضعف الإضاءة، وزيادة شدة الإضاءة، وانخفاض الحرارة، وظروف الجفاف كلها عوامل يمكن أن تؤدى إلى سقوط الأزهار دون عقد.

كذلك فإن ظاهرة تعفن الطرف الزهرى للثمار — التى ترجع إلى حدوث نقص فى الكالسيوم فى الطرف الزهرى للثمرة خلال المراحل الأولى لنموها — قد تنتج من زيادة عدد البذور بالثمرة، أو زيادة معدلات نموها فى المراحل الأولى لتكوينها. تتسبب هذه الظاهرة فى فقد الثمار لقيمتها الاقتصادية.

ولقد أظهرت الدراسات أن زيادة عدد البذور بثمار الفلفل الحلو يزيد من التأثير المثبط للثمار المتكونة النامية على عقد ونمو الثمار التالية؛ بما يعنى أن العقد البكرى لثمار الفلفل قد يوفر حلاً لكل من ظاهرتى الفورات الإنتاجية وتعفن الطرف الزهرى.

وقد أمكن — بداية — إنتاج ثمار فلفل بكرية العقد بالمعاملة بمنظمات نمو، منها الأوكسينات، والجبريللينات، والسيتوكينينات، ومثبطات انتقال الأوكسين فى النبات. وعندما سمح للثمار البكرية بالتكوين — بمنع الحشرات الملقحة عنها أو بمعاملتها بالأوكسين — انخفض التباين بين العقد فى معدل العَقد، وانخفضت التقلبات فى المحصول، كما انعدمت — تقريبًا — الإصابة بتعفن الطرف الزهرى (Heuvelink & Korner ٢٠٠١).

هذا .. إلا أنه لم يحدث تقدم فى مجال تربية الفلفل لإنتاج أصناف قادرة على العقد البكرى.

العقد البكرى فى الباذنجان

أنتجت نباتات الباذنجان المحولة وراثيًّا بالـ iaaM gene من البكتيريا *Pseudomonas syringae* — تحت توجيه وتحكم الجين الخاص بالبويضات: DefH9 من *Antirrhinum majus* — ثمارًا بكرية عندما تم خصى أزهارها، بينما أنتجت ثمارًا بذرية عندما لُقحت أزهارها. وقد سمح ذلك بعقد الثمار ونموها فى ظروف بيئية لا تسمح بالعقد فى النباتات غير المحولة وراثيًا، والتى لم تثمر على الإطلاق. هذا مع

العلم بأن الثمار التى عقدت بكريًا فى النباتات المحولة وراثيًا كانت بأحجام طبيعية (Rotino وآخرون ١٩٩٧).

العقد البكرى فى الخيار

يقل محصول الخيار البذرى عن الخيار البكرى العقد بسبب ظاهرة سيادة ثمار التاج crown-fruit dominance، وهى ظاهرة تثبيط الثمار الأولى فى العقد على عقد الثمار التالية لها؛ ذلك لأن الثمار الأولى فى العقد – التى توجد بها بذور فى طريق التكوين – تثبط تكوين الثمار التى تليها إلى أن يكتمل تكوين تلك البذور. ولقد اقترح أن العقد دون تلقيح فى الخيار الأنثوى هى الآلية التى يمكن أن تتغلب على تلك الظاهرة.

وكانت ملاحظة ظاهرة العقد البكرى فى النباتات لأول مرة فى بداية القرن التاسع عشر، ثم وصفت فى الخيار بعد ذلك بنحو ١٠٠ عام فى سنة ١٩٠٢ (عن Sun وآخرين ٢٠٠٤).

وقد وجد Pike & Peterson (١٩٦٩) أن صفة العقد البكرى فى الخيار يتحكم فيها جين واحد ذو سيادة غير تامة، يأخذ الرمز Pc؛ حيث: PcPc: تظهر الثمرة البكرية الأولى قبل العقدة الخامسة، و Pcpc: تظهر الثمار البكرية بعد ذلك وتكون أقل عددًا، و pcpc: لا تظهر أية ثمار بكرية. ويتأثر فعل هذا الجين بكل من الخلفية الوراثية والعوامل البيئية.

وفى دراسة أخرى على عدد من سلالات الخيار – التى تختلف فى درجة العقد البكرى – وجد Ponti & Garrtsen (١٩٧٦) أن صفة العقد البكرى يتحكم فيها ثلاثة أزواج من العوامل الوراثية ذات تأثير إضافى، مع ارتباط هذه الجينات بالجينات المتحكمة فى صفات الأنوثة.

وبدراسة وراثة صفة العقد البكرى فى العشائر الوراثية (الأبوين والجيلين الأول

والثانى والتلقيح الرجعى لكلا الأبوين) للتلقيح بين السلالة البكرية العقد 2A (التى استخدمت كأم) والسلالة Gy8 غير البكرية العقد فى موقعين، وجد ما يلى:

١- قُدِّر عدد العوامل الفعالة المتحكمة فى ظاهرة العقد البكرى بأكثر من عامل واحد.

٢- فسرت الاختلافات المشاهدة على أساس نظام وراثى إضافى / سائد فى إحدى مواقع الدراسة، وعلى أساس تفاعل إضافى × إضافى، وسيادة × سيادة فى موقع آخر.

٣- ظهرت تأثيرات للـ duplicate epistasis فى كلا الموقعين.

٤- أظهرت نتائج أحد المواقع وجود جينات للعقد البكرى فى كلا الأبوين.

٥- تراوحت تقديرات درجة التوريث على النطاق الضيق بين ٠,١٥، و ٠,٥٦.

٦- اختلف تأثير اتجاه تأثير السيادة حسب الظروف البيئية.

وقد كان الاستنتاج إمكان الانتخاب لزيادة درجة العقد البكرى، إلاّ أن التقدم فى الانتخاب يتحدد بالعوامل البيئية السائدة (Sun وآخرون ٢٠٠٤).

العقد البكرى فى الكوسة

يبلغ محصول الكوسة التى تزورها الحشرات خمسة أضعاف تلك التى تُمنع الحشرات من الوصول إليها، وقد لا تُنتج الأخيرة أية ثمار. ومن المعروف أن حيوية حبوب لقاح الكوسة تكون حوالى ٩٢٪ فى الأزهار الحديثة التفتح، ولكنها تنخفض إلى ٧٥٪ عند انغلاق تلك الأزهار فى نفس الصباح، ثم إلى ١٠٪ فقط فى اليوم التالى. ولذا .. فإن الأزهار المؤنثة يجب أن تلقح مبكرًا قدر الإمكان فى نفس يوم تفتح الزهرة المذكرة.

وفى المقابل فإن ظاهرة العقد البكرى تسمح بإنتاج الكوسة لثمارها فى البيوت المحمية وفى الحقول فى غير المواسم المناسبة لها، وهى ظروف لا تسمح بالنشاط الحشرى اللازم للتلقيح الجيد.

ولقد أُنتج فى جامعة كورنل سلالة كوسة بكرية العقد أطلق عليها اسم Whitaker، وهى سلالة تتميز — كذلك — بمقاومتها لثلاث فيروسات.

وعندما دُرِسَت شدة حالة العقد البكرى (على مقياس من ١ = ثمار غير بكرية إلى ٥ = ثمار بكرية) فى نباتات الآباء ونباتات الجيلين الأول والثانى والتلقيحات الرجعية للأبوين فى التلقيح بين السلالة Whitaker البكرية العقد والصنف Caserta غير البكرى العقد، كان تقييم شدة العقد البكرى ٤,٢ فى Whitaker، و ١,٥٥ فى Caserta، وكانت وراثة الصفة كما يلى:

١- أظهرت تقديرات درجة التوريث أن التقدم الوراثى بالانتخاب ممكن.

٢- تطابقت النتائج مع موديل إضافة / سيادة لوراثة الصفة.

٣- تحكم فى صفة العقد البكرى جين واحد ذو سيادة غير تامة فى اتجاه التعبير عن صفة العقد البكرى (de Menezes وآخرون ٢٠٠٥).

وقد أمكن التعرف على ٤٦ تركيبًا وراثيًّا بكرى العقد من الكوسة *Cucurbita pepo* ذات ثمار زوكينى كروية (Mendez-Lopez وآخرون ٢٠١٠).

الفصل السابع

الاستجابة للفترة الضوئية السائدة

ربما لا تعد الفترة الضوئية السائدة من العوامل البيئية القاسية بالنسبة للإنسان، ولكنها قد تكون كذلك بالنسبة للنبات. فمعظم النباتات لا تناسبها الفترة الضوئية الشديدة القصر؛ لعدم تمكنها من تصنيع ما يكفيها من الغذاء للنمو الجيد تحت هذه الظروف. كما أن بعض النباتات لا تنمو نموًّا اقتصاديًّا إلا إذا توفرت لها فترات ضوئية بطول معين. فالبصل يتطلب نهارًا طويلاً لكى يكوّن أبصالاً، والبطاطس تسرع بوضع درناتها فى النهار لقصير، والفراولة تنتج مدادات فى النهار الطويل .. والأمثلة كثيرة فى هذا الشأن، ولكن ما يهمنا هو الاختلافات الوراثية — داخل تلك الأنواع النباتية — فى الاستجابة للفترة الضوئية السائدة.

كذلك لا يمكن لعديد من النباتات أن تزهر وتنتج محصولاً اقتصاديًّا من الثمار، أو تكمل دورة حياتها بإنتاج البذور إلا إذا توفرت لها فترات ضوئية بطول معين. ويمكن الرجوع إلى تفاصيل هذا الأمر — من الوجهة الفسيولوجية — فى حسن (١٩٩٧)، ولكن ما يهمنا — حاليًّا — هو مدى توفر الاختلافات الوراثية — داخل النوع الواحد — فى الاستجابة للفترة الضوئية، بحيث يمكن زراعة بعض أصنافه أو سلالاته تجاريًّا فى مناطق ومواسم لا تتوفر فيها الفترة الضوئية المناسبة للنوع — بصورة عامة — لكى ينمو وينتج محصولاً اقتصاديًّا.

وأكثر الطفرات أهمية لمربى النباتات — فى هذا الشأن — هى تلك التى تجعل النبات يفقد حساسيته للفترة الضوئية، بحيث يمكنه الإزهار والنمو الاقتصادى فى جميع الفترات الضوئية التى قد يتعرض لها.

وراثة الاستجابة للفترة الضوئية

يستدل من معظم الدراسات — التى أجريت فى هذا المجال — على أن صفة

الحساسية للفترة الضوئية Photosensitivity فى النباتات الزهرية يتحكم فيها — غالبًا — جين واحد، أو عدد قليل جدًّا من الجينات. فمثلاً .. يتحكم جين واحد سائد فى الحساسية للفترة الضوئية (عند الإزهار) فى كل من الأرز، والقطن *Gossypium barbadense*، والبرسيم Subterranean clover، والقمح الكندى، والبسلة السكرية، والجوت، ويتحكم جين واحد منتج فى الحساسية للفترة الضوئية فى كل من البامية، والخيار والقطن *G. hirsutum*. هذا .. بينما يتحكم زوجان من الجينات فى الاستجابة للفترة الضوئية فى كل من البسلة، وبعض الأقماح السداسية، ويتحكم ثلاثة أزواج فى صفة الحساسية للفترة الضوئية القصيرة فى السمسم.

وقد وجدت الطفرات غير الحساسة للفترة الضوئية (المحايدة للفترة الضوئية) فى عشائر طبيعية من نباتات النهار الطويل، وعشائر أخرى من نباتات النهار القصير. كما أمكن استحداث تلك الطفرات صناعيًّا — فى بعض الحالات — بواسطة العوامل المطفرة (عن Ahmadi وآخرين ١٩٩٠).

الأساس الفسيولوجى للاستجابة للفترة الضوئية، أو عدم الحساسية لها

يعتقد بعض الباحثين فى وجود هرمون للإزهار وآخر مضاد للإزهار (أطلقوا عليهما الاسمين florigen، و antiflorigen على التوالى، يتحكمان فى استجابة أو عدم حساسية النباتات للفترة الضوئية، بينما يعتقد آخرون أن عدم إنتاج النبات لمواد معينة مثبطة للإزهار، أو استبعاد تلك المواد يؤدى إلى جعله محايدًا للفترة الضوئية.

التقدم فى جهود التربية للاستجابة للفترة الضوئية

نستعرض — فيما يلى — جهود التربية التى بذلت فى بعض الأنواع المحصولية للتعرف على وراثة استجابتها للفترة الضوئية، ومحاولة تربية سلالات منها محايدة لتلك الفترة.

الفاصوليا

بدراسة عدد من أصناف الفاصوليا التى نُميَت فى حرارة ١٦ ± ٢°م، و ٢١ ± ٢°م ليلاً .. وجد أن فترة إضاءة طولها ١٥ ساعة — مقارنة بفترة إضاءة طولها ١٠ ساعات — أدت إلى تأخير الإزهار بمقدار ٤٧ يومًا فى الصنف Nebraska Sel. 27، وبمقدار ٤٨ يومًا فى السلالة P.I. 207262، بينما لم يتأثر موعد إزهار الأصناف الأخرى المختبرة باختلاف الفترة الضوئية. وتبين أن صفة التأخير فى الإزهار — عند زيادة الفترة الضوئية — يتحكم فيها عامل وراثى واحد متنح (Coyne ١٩٧٨).

وفى دراسة أخرى .. كان الصنف G.N. 1140 — تحت ظروف الحقل — مبكرًا فى الإزهار، بينما كانت السلالة P.I. 165078 متأخرة الإزهار. وتبين بالدراسة الوراثية أن صفة الإزهار المبكر بسيطة وسائدة. أما تحت ظروف حجرات النمو .. فلم تلحظ أية فروق فى موعد الإزهار بين الصنف والسلالة إلا عندما كان النهار الطويل (١٤ ساعة) مصاحبًا بدرجة حرارة مرتفعة (٢٩,٤°م نهارًا، و ٢٦,٧°م ليلاً) (Coyne ١٩٧٠).

كذلك لوحظت اختلافات وراثية بين صنفى الفاصوليا Great Northern U11، و Red Kidney فى الاستجابة للفترة الضوئية ودرجة الحرارة عند الإزهار. فالصنف Great Nortern U11 (اختصارًا: GN) أزهر — بصورة طبيعية — فى كل الفترات الضوئية عندما كانت مصاحبة بحرارة عالية، بينما تأخر إزهاره فى إضاءة ١٨ ساعة عندما كانت مصاحبة بحرارة منخفضة مقدارها ٢١°م نهارًا، و ١٦°م ليلاً. أما الصنف Red Kidney (اختصارًا: RK) .. فقد أزهر بصورة طبيعية فى كل الفترات الضوئية عندما كانت مصاحبة بدرجة حرارة منخفضة مقدارها ٢١°م نهارًا، و ١٦°م ليلاً، أو حرارة متوسطة مقدارها ٢٧°م نهارًا، و ٢١°م ليلاً، بينما تأخر إزهاره فى إضاءة ١٨ ساعة عندما كانت مصاحبة بحرارة مرتفعة تزيد على ٢٩°م نهارًا، وتزيد على ٢١°م ليلاً.

وتبين — بالدراسة الوراثية — أن الصنفين يختلفان فى زوجين من العوامل الوراثية، وهما الزوجان اللذان يستجيبان لمعاملات الفترة الضوئية ودرجة الحرارة عند الإزهار؛

فالصنف RK يحتوى على جين سائد – أعطى الرمز Ht – يؤدى إلى تأخير الإزهار فى النهار الطويل الذى يكون مصاحبًا بدرجة حرارة تزيد على ٢٩°م، بينما يحتوى الصنف GN على جين آخر سائد كذلك – أعطى الرمز Lt – يؤدى إلى تأخير الإزهار – فى النهار الطويل الذى يكون مصاحبًا بدرجة حرارة تقل عن ٢٤°م. أما الجيل الأول الناتج من التهجين بينهما – الذى يكون تركيبه الوراثى Ht ht Lt lt – فإنه يتأخر فى الإزهار فى ظروف النهار الطويل أيًا كانت درجة الحرارة المصاحبة له.

وقد أظهرت الدراسة التشريحية أن مبادئ الأزهار تكونت بصورة طبيعية فى كل درجات الحرارة والفترات الضوئية، وأن التأخير لم يكن سوى فى ظهور الأزهار (Padda & Munger ١٩٦٩).

كما وجد أن الاستجابة للفترة الضوئية فى الفاصوليا يتحكم فيها جينان، هما: Ppd، و Hr يوجد بينهما تفوق متنحى recessive epistasis. وعلى الرغم من وجود اتجاه عام إلى انخفاض الحساسية للفترة الضوئية فى الفاصوليا فى الحرارة المنخفضة، فقد وجدت تباينات صنفية فى هذا الشأن، مع سيادة عدم الحساسية للحرارة المنخفضة، وهى الصفة التى يتحكم فيها الجين السائد Tip. أما الآليل المتنحى فيتحكم – فى صورته الأصيلة – فى الإزهار المبكر فى الحرارة المنخفضة والنهار الطويل (White وآخرون ١٩٩٦).

عمومًا .. فإن الآليل السائد Ppd يتحكم فى الحساسية للفترة الضوئية، بينما يؤثر الآليل السائد Hr فى مدى استجابة النبات للفترة الضوئية.

وقد تبين من دراسات المعلمات الوراثية أنه فى تلقيحات بين Redkloud وعدة سلالات حساسة للفترة الضوئية أن صفة عدم الحساسية للفترة الضوئية يتحكم فيها – أساسًا – الجين ppd، وأن الجين Hr لا يؤثر جوهريًا فى موعد الإزهار فى النباتات ذات التركيب الوراثى ppd/ppd (Gu وآخرون ١٩٩٨).

البسلة

أمكن الحصول على طفرتين من البسلة مبكرتين فى الإزهار، هما السلالتين الطفريتين

M2-137، و M2-176، وذلك في صنف البسلة المتأخر الإزهار Borek — الذى يستجيب كميًّا للنهار الطويل فى إزهاره — بمعاملة بذور بأشعة جاما. كانت الطفرة فى السلالة الطفرية M2-176 بسيطة ومتنحية، بينما كانت الطفرة فى السلالة الطفرية M2-137 بسيطة ومتنحية جزئيًّا. ووجد أن الطفرة فى السلالة M2-137 كانت متممة لطفرتين محايدتين للفترة الضوئية سبق التعرف عليهما، وهما: sn، و dne، وأعطيت تلك الطفرة الرمز ppd. كذلك وجد أن الطفرة فى السلالة M2-176 كانت آليلية لـ sn. ويعنى ذلك أن الاستجابة للفترة الضوئية فى البسلة يتحكم فيها الجينات المكملة لبعضها بعضًا: Sn، و Dne، و Ppd (Arumingtyas & Murfet ١٩٩٤).

الفراولة

اكتشف الباحثون الأوروبيون طرزًا ثنائية من الجنس *Fragaria* دائمة الإزهار — "Perpetul flowering types" — أى محايدة للفترة الضوئية — فى القرن السابع، وتلا ذلك اكتشاف عدد من السلالات الثنائية المماثلة. وقد تبين أن صفة عدم الاستجابة للفترة الضوئية يتحكم فيها جين واحد متنح فى النوع الأوروبى الثنائى التضاعف *F. vesca*.

وتوضح الدراسات وجود ثلاثة مصادر مستقلة لأصناف الفراولة الثمانية التضاعف (*Fragaria* x *ananassa*) غير الحساسة للفترة الضوئية، هى كما يلى:

١- الأصناف الأوروبية الدائمة الحمل Everbearing (المحايدة للفترة الضوئية = غير الحساسة للفترة الضوئية) .. وهى التى حصلت على تلك الصفة من بادرات الصنف Gloede التى أدخلت إلى فرنسا فى عام ١٨٦٦.

٢- وجد المصدر الثانى لعدم الاستجابة للفترة الضوئية فى الفراولة الثمانية التضاعف كطفرة وراثية، أو بادرة ناتجة من الإكثار الجنسى فى الصنف بسمارك Bismark فى ولاية نيويورك الأمريكية فى عام ١٨٩٨.

٣- أما المصدر الثالث لعدم الاستجابة للفترة الضوئية فقد حصل عليه Bringhurst & Voth فى عام ١٩٨٠ بعدما قاما بجمع نباتات متأخرة الإزهار من *F. virginiana glauca* (من ولاية يوتاه الأمريكية)، واستخدماه فى برنامج للتربية، حيث انتخبا

نباتات محايدة للفترة الضوئية من نسل التلقيح الرجعى الأول إلى آباء قصيرة النهار (عن Ahmadi وآخرين ١٩٩٠).

وقد قام Ahmadi وآخرون (١٩٩٠) بتهجين أصناف ثمانية التضاعف من الفراولة المحايدة للفترة الضوئية مع سلالات ثمانية التضاعف قصيرة النهار من الأنواع *F.* x *ananassa*، و *F. viriginiana glauca*، و *F. chiloensis*، ووجدوا أن صفة عدم الحساسية للفترة الضوئية يتحكم فيها جين واحد سائد يظهر فى الجيل الأول الهجين مع مختلف أنواع الجنس *Fragaria*.

ويبدو أن الطرز الأوروبية الثنائية التضاعف غير الحساسة للفترة الضوئية – التى وجدت فى النوع *F. vesca* – قد نشأت مستقلة، نظرًا لأن صفة عدم الحساسية للفترة الضوئية فى هذا النوع متنحية. هذا بينما لم يمكن اكتشاف طرز غير حساسة للفترة الضوئية فى نباتات النوع *F. vesca* التى تنمو بريًّا فى ولاية كاليفورنيا الأمريكية، وكانت صفة الحساسية للفترة الضوئية فى العشائر الأمريكية لهذا النوع كمية، ويتحكم فيها ثلاثة جينات سائدة.

الخيار

إن الخيار نبات محايد بالنسبة لتأثير الفترة الضوئية فى الإزهار، ولكن محاولة الاستفادة من الصنف النباتى *C. melo* var. *hardwickii* فى التربية تثير مشكلة تأثره بالفترة الضوئية؛ لكونه نباتًا قصير النهار. وقد وجد Vecchi & Peterson (١٩٨٤) أن هذه الصفة – فى السلالة P.I. 215589 – يتحكم فيها جين واحد متنح أعطى الرمز df. وذكر الباحثان أن هذا الجين ربما يكون آليليًّا للطفرة df (delayed flowering)، التى كانت قد اكتشفت من قبل فى الصنف Baroda، والتى تؤدى إلى تأخير الإزهار إلى أن يحل النهار القصير شتاء.

البطاطس

تحتاج البطاطس – من تحت النوع *S. tuberosum* ssp. *andigena* المزروع فى أمريكا

الجنوبية — إلى نهار قصير لتكوين الدرنات. أما البطاطس التجارية *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* .. فإنها تبكر بتكوين الدرنات فى النهار القصير، بينما يمكنها إنتاج الدرنات فى النهار الطويل؛ لذا .. فإنه ينظر إليها على أنها محايدة بالنسبة للفترة الضوئية اللازمة لوضع الدرنات. وقد أنتج التهجين بينهما نسلاً وسطًا فى احتياجاته من الفترة الضوئية لتكوين الدرنات، مع سيادة قليلة لصفة الحاجة إلى النهار القصير (Howard ١٩٦٩).

الأرز

من أهداف تربية الأرز الهامة التى دامت لعدة عقود إنتاج أصناف مبكرة بالتخلص من أو تقليل حساسيتها للفترة الضوئية. وقد أعقب ذلك — منذ ثمانينيات القرن العشرين — ومع التوسع فى الزراعة فى البيئات الأقل تفضيلاً للأرز — إنتاج أصناف محسنة حساسة للفترة الضوئية. وربما كان من أسباب الاهتمام بصفة الحساسية للفترة الضوئية تطوير إنتاج هجن الأرز بالاستعانة بجين للعقم الذكرى حساس للفترة الضوئية.

ولقد وجد جين رئيسى للحساسية للفترة الضوئية أعطى الرمز Se-1 يقع على كروموسوم ٦ قريبًا من جين المقاومة للعصفة Pi-z، ويبدو أن هذين الجينين مرتبطان بشدة. كذلك اكتشف جين آخر (isozymee gene) أعطى الرمز Pgi-2 فى صنف الأرز GEB-24، وهذه الجينات الثلاثة ترتبط بشدة حسب هذا الترتيب: Se-1-Pgi-2-Pi-z، مما يسهل تتبع الحساسية للفترة الضوئية. كما وجد جين آخر للحساسية للفترة الضوئية فى صنف الأرز Puang Rai 2 يمكن تتبعه بسهولة أكثر بمعلمات الـ RFLP (Mackill وآخرون ١٩٩٣).

الذرة

يُستدل من الدراسات التى أجريت على الذرة (وهو نبات قصير النهار بالنسبة للإزهار ويتأخر إزهاره مادامت الفترة الضوئية أطول من الحد الحرج للإزهار) أن صفة الحساسية للفترة الضوئية بالنسبة للإزهار يتحكم فيها عدة جينات ذات تأثير إضافى

بصورة أساسية. هذا .. إلا أن وقت إزهار الذرة يتحدد بـأمرين، همـا: اكتمـال التكـوين الأساسى base maturity، والحساسية للفترة الضوئية، وهما أمران مـستقلان فـى آليـات وراثتهما (عن Wang وآخرين ٢٠١٠).

الفصل الثامن

تحمل نقص الرطوبة الأرضية (ظروف الجفاف)

تعريف تحمل الجفاف فى النباتات

يختلف التعريف البيولوجى والإيكولوجى (أو البيئى) لتحمل النباتات للجفاف، عن التعريف الزراعى أو المحصولى؛ فالتعريف البيولوجى لا يتطلب أكثر من بقاء النبات حيًّا وإنتاجه لأى عدد من البذور عقب تعرضه لنقص حاد فى الرطوبة الأرضية (عن Myers وآخرين ١٩٨٦). ويتحقق ذلك — غالبًا — من خلال حدوث نقص فى المساحة الورقية، وخفض فى النشاط الأيضى، وغير ذلك من الظواهر التى توصف مجتمعة باسم Cryptobiosis. وترتبط تلك الظواهر — عادة — بنقص فى المحصول؛ ولذا .. فإن فائدتها محدودة للمربى (عن Quisenberry ١٩٧٩).

وبالمقارنة .. فإن التعريف الزراعى أو المحصولى لتحمل الجفاف يتطلب أن يكون النمو النباتى كافيًّا لإنتاج محصول اقتصادى.

ويميل بعض العلماء إلى استعمال مصطلح مقاومة الجفاف Drought Resistance؛ ليعنى به حالتى: تجنب الجفاف Drought Avoidance، وتحمل الجفاف Drought Tolerane. ويعنى بتجنب الجفاف قدرة النباتات على إكمال دورة حياتها فى فترة زمنية قصيرة عندما تكون الرطوبة الأرضية متوفرة، كما فى عديد من النباتات الصحراوية.

هذا .. ويختلف شد تحمل الجفاف عن شد تحمل فقد الماء — كله أو معظمه — مع بقاء الكائن حيًّا، كما فى البكتيريا والفطريات وبعض الأعضاء النباتية مثل البذور وحبوب اللقاح، وهو ما يعرف باسم desiccation tolerance، والذى يمكن الإطلاع على تفاصيله فى Leprince & Buiting (٢٠١٠).

ويرجع تحمل النباتات للجفاف إما إلى قدرتها على تأخير فقد الرطوبة من أنسجتها (Desiccation)، وإما إلى تحملها الفقد الرطوبى عند حدوثه. ويحدث تأخير الفقد الرطوبى إما بخفض النبات لمعدل النتح، وإما بزيادة معدل امتصاصه للماء. أما تحمل النبات للجفاف فيحدث من خلال التنظيم الأسموزى لخلايا النبات بالقدر الذى يسمح باستمرار امتلائها (cell turger)، وتوسعها (cell expansion)، ونموها (عن Parsons ١٩٧٩، و Hasegawa وآخرين ١٩٨٤)؛ الأمر الذى سنتناوله بالتفصيل فيما يلى.

آليات تحمل الجفاف

يعرف تحمل الجفاف بأنه قدرة النباتات على البقاء والنمو وإنتاج محصول كافٍ فى وجود محدود للماء فى التربة، أو فى ظروف جفاف متكرر على فترات. وتندرج الآليات التى تتحمل بها النباتات الجفاف تحت ثلاث خصائص، هى: الإفلات من الجفاف drought escape وتجنب الجفاف أو الفقد الرطوبى من الأنسجة drought aviodance، وتحمل الجفاف drought tolerance (أو dehydration tolerance). ويمكن أن تعتمد النباتات على أكثر من آلية فى الوقت الواحد فى تعاملها مع ظروف الجفاف.

الإفلات من الجفاف

إن الإفلات من الجفاف هو قدرة النبات على إكمال دورة حياته قبل أن يواجه بنقص خطير فى الرطوبة الأرضية. وتتضمن تلك الآلية تطورات فينولوجية phenological developments (مثل الإزهار والنضج المبكرين)، والمطاوعة (أو اللدانة) التطورية developmental plasticity (مثل التباين فى المدة التى يستغرقها النمو حسب مدى شدة التعرض للجفاف)، وإعادة تحريك الغذاء المجهز قبل تفتح الأزهار.

إن بعض أصناف اللوبيا — على سبيل المثال — تكمل نموها مبكرًا فى خلال ٦٠–٧٠ يومًا من الزراعة، ويكون ذلك كافيًا — فى كثير من مناطق زراعة اللوبيا بأفريقيا — قبل حلول أى شدٍّ جفافى قد يأتى فى نهاية الموسم. وعادة تكون الأصناف المبكرة أقل فى كل

من دليل مساحة الورقة، والنتح التبخرى، والمحصول؛ وبذا .. فإنها لا تكون هى الأنسب للزراعة فى المناطق التى تتباين فيها الرطوبة أو تكون الرطوبة فيها مناسبة.

تجنب الفقد الرطوبى من الأنسجة النباتية (أى تجنب جفافها)

إن تجنب الفقد الرطوبى من الأنسجة النباتية dehydration avoidance هو قدرة النبات على الاحتفاظ بمستوى عالٍ نسبيًّا من الرطوبة (أى احتفاظه بجهد مائى عالٍ نسبيًّا) فى ظروف نقص الرطوبة الأرضية؛ مما يؤدى إلى حماية مختلف العمليات الفسيولوجية فى النبات من التأثر السلبى بحالة الجفاف. ويعبر عن الوضع المائى للأنسجة النباتية بجهدها المائى water or turger potential فى ظروف الشدّ الجفافى. ويتحقق احتفاظ النبات إما من خلال خفض النبات لمعدل النتح، وإما من خلال زيادة قدرته على امتصاص الماء من التربة. وبينما تتميز النباتات البرية بإحدى الصفتين، فإن النباتات المنزرعة قد تجمع بينهما، وربما حدث ذلك من خلال عمليات الانتخاب التى قام بها الإنسان.

هذا .. وقد يحدث الخفض فى النتح من خلال واحدة أو أكثر من عدة آليات، مثل انغلاق الثغور خلال فترات التعرض للجفاف، والتنظيم الأسموزى osmotic adiustment (الذى يعد أحد أهم آليات تجنب الفقد الرطوبى)، وزيادة سمك طبقة الشمع الأديمى، وتمثيل حامض الأبسيسك الذى يعمل على غلق الثغور خلال فترات الشدّ، وزغبية الأوراق leaf pubescence، وزاوية الأوراق مع الساق وحركتها، والتفاف الأوراق leaf rolling.

أما زيادة امتصاص النبات للماء فيحدث من خلال زيادة تعمق الجذور، وزيادة كثافتها.

تحمل الفقد الرطوبى من الأنسجة النباتية (أو تحمل الجفاف)

يُعنى بتحمل الفقد الرطوبى من الأنسجة dehydeation tolerance (أو تحمل الجفاف drought tolerance) لتركيب وراثى معين أن ما يحدث فيه من تغيرات

فسيولوجية جراء الفقد الرطوبى يكون أقل مما يحدث فى تركيب وراثى آخر لا يتحمل هذا الفقد.

ومن أهم مظاهر تحمل الفقد الرطوبى، ما يلى:

١- التعديل الأسموزى بزيادة تراكم المواد العضوية الذائبة فى الخلايا.

٢- المحافظة على سلامة الأغشية البلازمية، وزيادة مقاومة البروتوبلازم للفقد المائى.

٣- زيادة مرونة الخلايا وصغر حجمها.

٤- النمو تحت ظروف الشدِّ، متمثلاً فى إنبات البذور، وبقاء البادرات ونموها، واستمرار النمو النباتى.

هذا .. إلا أن جميع هذه الآليات لا تخلو من مردودات سلبية على المحصول الممكن. فمثلاً .. نجد أن التراكيب الوراثية الشديدة التبكير تكون أقل محصولاً من نظيراتها العادية. كما أن آليات غلق الثغور وصغر حجم الأوراق (لأجل خفض الفقد المائى) يتبعها انخفاض فى معدل البناء الضوئى — بسبب هذين العاملين — فضلاً عما يحدثه ذلك من ارتفاع فى حرارة الأوراق؛ مما يكون له من آثار سلبية على العمليات الحيوية. كذلك فإن كثرة تراكم المركبات العضوية الذائبة المتوافقة قد يصبح سامًا، ويقود إلى ما يعرف بالحالة الزجاجية glassy state، وهى التى تصاحبها زيادة كبيرة فى لزوجة السوائل المتبقية فى الخلايا؛ الأمر الذى قد يؤدى إلى دنترة البروتينات وتلف الأغشية البلازمية (عن Singh ١٩٩٣، و Agbicodo وآخرين ٢٠٠٩).

طبيعة تحمل الجفاف فى النباتات

يتعين — كما أسلفنا — التمييز بين حالتى تجنب الجفاف وتحمله. فبالنسبة لتجنب الجفاف Drought Avoidance .. نجد أنه يحدث إما من خلال الإفلات منه Drough

Escape، وإما من خلال "خصائص النباتات الصحراوية" Xerophytic Characteristics التى اكتسبتها أثناء تطورها فى بيئتها الصحراوية.

ويحدث الإفلات من ظروف الجفاف بأن تنبت بذور النبات عقب المطر الغزير، ثم تكمل النباتات نموها الخضرى — الذى يكون غالبًا محدودًا جدًّا — وتزهر وتثمر فى فترة لا تتجاوز ٤–٦ أسابيع؛ وبذا .. تستفيد النباتات من الرطوبة المحدودة الموجودة فى التربة، وتكمل دورة حياتها قبل أن تتعرض لظروف الجفاف .. ويشاهد ذلك كثيرًا فى المناطق الصحراوية. كذلك يمكن أن يحدث الإفلات من الجفاف فى بعض أصناف المحاصيل الزراعية التى تنضج وتعطى محصولها الاقتصادى مبكرًا قبل حلول موسم الجفاف (عن Clarke & Townley-Smith ١٩٨٤) ويعيب النباتات التى تتجنب ظروف نقص الرطوبة الأرضية وتفلت منها تمامًا أنها لا تتحمل ظروف نقص الرطوبة الأرضية إذا تعرضت لها (عن Stevens ١٩٨١).

ومن الخصائص الأخرى الهامة للنباتات الصحراوية — التى تمكنها من تجنب الجفاف — تكوين طبقة سميكة من الشمع على مختلف الأسطح النباتية تمكنها من خفض معدل النتح إلى أدنى مستوى ممكن، وقلة عدد الثغور بالأوراق، وكبر الفجوات العصارية مع تراكم المركبات العضوية الذائبة فى السيتوبلازم، وتشعب المجموع الجذرى (عن Quisenberry ١٩٧٩). وجميع هذه الصفات مكتسبة فى النباتات الصحراوية ومثبتة Fixed فيها؛ بمعنى أنه لا تتوفر — فى النوع الواحد منها — تباينات فى تلك الصفات.

وبالمقارنة بالنباتات الصحراوية .. فإن النباتات العادية هى التى تتوفر فى بعض أنواعها تباينات فى الصفات التى تجعل بعض سلالاتها أو أصنافها أكثر — أو أقل — تحملاً لظروف الجفاف من غيرها. ويستفاد من هذه التباينات فى تربية أصناف تجارية أكثر تحملاً لظروف الجفاف، وفى دراسة وراثة تلك الصفات. ويفضل دائمًا أن تجمع النباتات المرباة (بهدف زراعتها فى المناطق التى تتعرض لنقص فى الرطوبة الأرضية) بين صفتى القدرة على تجنب ظروف الجفاف، وتحمل تلك الظروف فى آن واحد.

أهمية كل من الـ WUE والـ EUW فى تحمل الجفاف

يعتقد Blum (٢٠٠٩) أن خاصية كفاءة استخدام المياه water use efficiency (اختصارًا: WUE) — التي يُعتقد بأنها من أهم الصفات التى يعول عليها فى استمرار إنتاج محصول مقبول تحت ظروف الشدّ، وخاصة شدّ الجفاف — تؤدى إذا أتُخذت كأساس للانتخاب فى ظروف نقص الرطوبة الأرضية إلى نقص المحصول ونقص تحمل ظروف الحفاف. فطالما أن كيمياء البناء الضوئى لا يمكن تحسينها وراثيًّا، فإن الزيادة الوراثية لكفاءة النتح وكفاءة استخدام المياه يتحكم فيهما أساسًا الصفات النباتية التى تحد من النتح وعمليات استعمال المحصول للماء، التى تعد حاسمة بالنسبة للإنتاج النباتى. ونظرًا لأن إنتاج الكتلة الحيوية يرتبط بشدة بالنتح، فإن التربية لزيادة القدرة على اقتناص الماء من التربة من أجل النتح يجب أن يكون هو الهدف الأهم لأجل تحسين المحصول تحت ظروف شدّ الجفاف. ويعنى بالاستعمال الفعال للمياه effective use of water (اختصارًا: EUW) أقصى اقتناص للماء لأجل النتح؛ بما يعنى — كذلك — خفض النتح غير الثغرى، والحد من فقد الماء من التربة بالبخر السلالةطحى. وحتى التعديل الأسموزى — الذى يعد أحد الصفات الهامة لتأقلم النباتات على ظروف الشدّ — فإنه يعد محفزًا لكفاءة اقتناص الماء الأرضى والنتح. ويعبر دليل الحصاد harvest index العالى عن نجاح الإنتاج النباتى والمحصول فيما يتعلق بالتكاثر وتوجيه الغذاء المجهز نحو أعضاء التكاثر. وفى معظم البيئات التى تعتمد على الأمطار فى الزراعة يتطور نقص المحاصيل للمياه خلال مرحلة التكاثر؛ مما يقلل دليل الحصاد. ويفيد الاستعمال الفعال للمياه — الذى يُحسن من الوضع المائى للنبات — فى استدامة توجيه الغذاء نحو أعضاء التكاثر. ولذا .. فإن الباحث (Blum ٢٠٠٩) يؤكد على أن الاستعمال الفعال للمياه EUW — وليست كفاءة استخدام المياه WUE — يجب أن يكون هو الهدف الرئيسى لتحسين المحصول فى ظروف محدودية المياه.

ويمكن للنباتات أن تحد من فقد الماء (الذى هو أحد مظاهر الـ EUW) بأى من المظاهر التالية:

١- زيادة طبقة الشمع على أديم البشرة (كما فى أصناف السورجم المتحملة للجفاف)، بما يؤدى إلى خفض النتح الأديمى الذى لا يستفيد منه النبات قدر استفادته من النتح الثغرى الذى تبقى معه الثغور مفتوحة، ويستمر – تبعًا لذلك – تبادل الغازات وتثبيت ثانى أكسيد الكربون. ويلاحظ أن بقاء الثغور مفتوحة ليلاً يزداد معه فقد الماء بالنتح دون أن يستفيد النبات من ذلك.

٢- سرعة جفاف وموت الأوراق تفيد فى تقليل معاناة النبات من نقص الرطوبة، علمًا بأن ذلك الأمر يبدأ بالأوراق السفلى (الأقل إسهامًا فى البناء الضوئى) ثم يتجه تدريجيًّا نحو الأوراق العليا الأكثر نشاطًا.

٣- التعديل الأسموزى، وهو الذى يفيد فى المحافظة على امتلاء الخلايا حتى مع نقص محتوى الرطوبة بالأوراق بما يُبقى على الثغور مفتوحة فى ظروف الشد الرطوبى، كما أنه يزيد من قدرة الجذور على امتصاص الماء (Blum ٢٠٠٩).

ومن أهم الخصائص التى تؤثر فى قدرة النبات على تحمل نقص الرطوبة الأرضية فى المحاصيل الزراعية ما يلى:

قدرة البذور على الإنبات فى ظروف نقص الرطوبة الأرضية

يُعتقد بأن قدرة البذور على الإنبات فى ظروف الجفاف (نسبة الإنبات وسرعته) ترتبط بمدى قدرة النباتات الأكبر على تحمل تلك الظروف. وبالفعل .. وجدت اختلافات بين أصناف وسلالات القمح والذرة فى نسبة وسرعة إنبات بذورها تحت ظروف الجفاف. وبعد التوصل إلى التباينات الأولية فى تلك الصفة .. أمكن إجراء اختبارات الإنبات بسهولة فى بيئات ذات ضغط أسموزى مناسب؛ حيث تستخدم فيها مركبات مثل الـ D-mannitol، والبوليثيلين جليكول Polyethylene glycol (PEG)، والـ Carbowax. وأوضحت الدراسات التى أجريت فى هذا الشأن أن أفضل ضغط أسموزى للمحلول الذى تستنبت فيه البذور – بهدف الانتخاب لصفة تحمل ظروف

الجفاف — هو –١,٠ MPa لقمح الشتاء، و –١,٥ MPa للذرة. ويفيد استخدام تلك المحاليل فى اختبارات الإنبات — فى المختبر — فى تقييم مئات البذور خلال فترة زمنية قصيرة، ولكن يتعين التأكد من الصفة — فى السلالات المنتخبة — فى اختبارات أخرى تجرى تحت ظروف الحقل.

وقد اختلف الباحثون بشأن الارتباط بين صفة القدرة على الإنبات تحت ظروف الجفاف، وتحمل النباتات لتلك الظروف فى مراحل النمو اللاحقة. ويسود الاعتقاد بأن هذا الارتباط ضعيف أو غير موجود، وخاصة أن بذور بعض النباتات — مثل القمح — تُبدى قدرًا كبيرًا من التحمل لظروف الجفاف إلى أن يكتمل إنباتها، ولكن بادراتها تكون شديدة الحساسية لنقص الرطوبة الأرضية بمجرد بزوغها من التربة.

قدرة البادرات على النمو فى ظروف نقص الرطوبة الأرضية

وجد فى الذرة ارتباط كبير بين قدرة البادرات على النمو فى ظروف الجفاف وقدرة النباتات البالغة على تحمل تلك الظروف. ويمكن الاعتماد على اختبار البادرات فى تقييم آلاف النباتات فى الأجيال الانعزالية، ثم انتخاب المتميزة منها لاستمرار اختبارها فى المراحل المتقدمة من نموها. ونظرًا لصعوبة توفير مستوى منخفض ثابت من الرطوبة الأرضية فى اختبارت البادرات .. يفضل إجراء التقييم فى مزارع مائية، مع إضافة أحد المركبات التى ترفع الضغط الأسموزى للمحاليل المغذية؛ مثل الـ PEG بالتركيز المناسب؛ ليضعف من قدرة النباتات على امتصاص الرطوبة إلى المستوى الذى يحاكى ما يحدث فى الطبيعة فى ظروف الجفاف (عن Clarke & Townley-Smith ١٩٨٤).

كذلك تعد قوة النمو المبكرة من الصفات الهامة فى تحمل الجفاف؛ نظرًا لأنها تساعد على سرعة توفير غطاء نباتى على سطح التربة؛ مما يقلل كثيرًا من التبخر السطحى.

النمو الجذرى الكثيف المتعمق

تستطيع النباتات ذات النمو الجذرى الكبير المتعمق والكثير التفريع فى التربة أن

تمتص الماء من أعماق كبيرة من التربة؛ الأمر الذى يؤخر احتمالات جفاف أنسجتها، بينما تفيد الجذور السطحية الكثيفة فى الاستفادة من زخات المطر الخفيفة.

وتوجد اختلافات وراثية كبيرة — داخل النوع النباتى الواحد — فى كثافة النمو الجذرى، وفى نسبة الجذور إلى النموات الخضرية، علمًا بأن تلك النسبة تتغير — فى النبات الواحد — بتغير مرحلة نموه. ويكون النمو الجذرى الكثيف — دائمًا — على حساب النمو الخضرى؛ لأن الجذور تحصل على الغذاء اللازم لنموها من النموات القمية التى تقوم بعملية البناء الضوئى.

وتتأثر نسبة الجذور إلى النموات الخضرية بعوامل أخرى لا دخل للجذور فيها؛ مثل سقوط أوراق الأشجار ذات الأوراق المتساقطة، ونقص المساحة الكلية للأوراق، وهو ما يعد أحد أهم أسباب تحمل النباتات الصحراوية البقاء تحت ظروف الجفاف، إلا أن نقص المساحة الورقية الكلية يصاحبه نقص فى قدرة النبات على البناء الضوئى (عن Quisenberry ١٩٧٩، و Parsons ١٩٧٩). ولا توجد أدلة على توفر اختلافات فى صفة سقوط الأوراق داخل النوع النباتى الواحد.

وقد تأيدت العلاقة بين النمو الجذرى الكثيف وتحمل ظروف الجفاف فى كل من الأرز الـ upland، والسورجم، وفول الصويا.

ونظرًا لصعوبة قياس كثافة النمو الجذرى — فضلاً على تأثره الشديد بالظروف البيئية — فإنه لا يمكن الاعتماد على تلك الصفة عند الانتخاب لتحمل ظروف الجفاف .. ومع ذلك .. فقد وجد فى محصول الأرز والذرة أن الانتخاب لصفة المحتوى المائى الجيد للأوراق — تحت ظروف الجفاف — يعنى — تلقائيًا — تحسنًا فى النمو الجذرى للنباتات المنتخبة (عن Blum ١٩٨٩).

كذلك تبين — فى القمح على الأقل — وجود علاقة كبيرة مؤكدة بين النمو الجذرى للنباتات فى مراحل نموها الأولى (وهى بعمر أسبوع إلى شهر فى دراسات مختلفة) وعند اكتمال نموها ونضجها (عن Clarke & Townley-Smith ١٩٨٤).

صغر الزاوية التى تصنعها الورقة مع الساق

تتميز بعض النباتات بقدرتها على تحريك أوراقها بحيث تبقى دائمًا موازية لأشعة الشمس؛ الأمر الذى يقلل بشدة من الطاقة الإشعاعية التى تكتسبها الأوراق، والتى تؤدى – فى حالة اكتسابها – إلى فقدان الرطوبة من الأوراق؛ وبذا .. فإن حركة الأوراق هذه تعد إحدى وسائل تحمل النباتات للجفاف، وهى تعرف فى بعض أصناف الفاصوليا تحت ظروف الجفاف، وفى فاصوليا تبارى التى تعد من الأنواع التى تتحمل الجفاف.

زيادة سمك أديم الورقة وزيادة كثافة شعيراتها

يعمل الأديم الشمعى (الذى يترسب فيه الشمع) السميك على سطح الأوراق على زيادة تحمل النباتات للجفاف؛ لأنه يخفض النتح الأديمى، كما يفيد فى زيادة انعكاس الأشعة الشمسية من على سطح الأوراق. وقد تأيدت علاقة الأديم السميك بنقص النتح وزيادة المحصول – تحت ظروف نقص الرطوبة الأرضية – فى السورجم.

وتزيد طبقة الشمع الأديمى – طبيعيًّا – فى النباتات المعرضة للشمس عما فى النباتات التى تنمو فى الظل، كما يزداد سمك الأديم فى ظروف الجفاف والحرارة العالية .. فهى صفة شديدة التأثر بالعوامل البيئية المحيطة بالنبات (عن Parsons ١٩٧٩)؛ ولذا .. فإن التعرف على أقصى قدرة للتركيب الوراثى على إنتاج الشمع السطحى يتطلب قياسها تحت ظروف الشدِّ.

كذلك تعكس الأوراق التى تكثر شعيراتها Pubescent leaves الأشعة الشمسية (بين ٤٠٠، و ٧٠٠ نانوميتر، وأحيانًا حتى ٩٠٠ نانوميتر) بدرجة أكبر بكثير من الأوراق العديمة الشعيرات (كما فى الجنس *Encelia*)؛ الأمر الذى يعمل على خفض درجة حرارة الأوراق؛ ومن ثم خفض معدل نتح الماء منها (عن Clarke & Townley-Smith ١٩٨٤).

ومن جهة أخرى .. درس Denna (١٩٧٠) العلاقة بين كمية الماء التى يفقدها النبات وسمك طبقة الشمع على الأوراق فى عدد من أصناف الكرنب، والقنبيط،

والبروكولى، وكرنب بروكسل، والكولارد. وقد اختلفت هذه الأصناف — جوهريًا — فى كمية الشمع التى توجد فى وحدة المساحة من الورقة. وفى كمية الماء التى تفقدها عن طريق أى من: الثغور، أو الأديم (النتح الأديمى).

وأدت إزالة طبقة الشمع إلى زيادة معدلات النتح الأديمى، لكن لم يظهر سوى ارتباط ضعيف بين كمية الشمع التى توجد على سطح الورقة، وبين كمية الماء المفقودة من وحدة المساحة من الورقة ليلاً، أو نهارًا، وبناء على هذه النتائج .. أوصى الباحث بعدم التربية لزيادة الطبقة الشمعية السميكة heavy bloom، أو لزيادة كمية الشمع بوحدة المساحة من الورقة كوسيلة لزيادة القدرة على تحمل الجفاف فى النوع *B. oleracea*.

انخفاض كثافة الثغور واستجابة سلوكها لشدّ الجفاف

تتوفر دلائل على أن سلوك الثغور أمر تحكمه العوامل الوراثية؛ فمثلاً ..لا تغلق الثغور طبيعيًا فى طفرة الطماطم "الذابلة" التى يوجد فيها مستوى منخفض من حامض الأبسيسيك، ويمكن تحفيز انغلاق الثغور فيها برش النباتات بالحامض. كذلك تعرف طفرات "ذابلة" مماثلة فى البطاطس. وتختلف أصناف القطن فى مدة بقاء ثغورها مفتوحة أثناء النهار. ومن المهم أن تستجيب الثغور وتنغلق بسرعة عند نقص الرطوبة الأرضية، بالرغم من أن ذلك الانغلاق يكون على حساب تبادل الغازات والبناء الضوئى.

كذلك وجدت اختلافات وراثية فى كثافة الثغور بالأوراق. فمثلاً .. وجد — فى سلالات مختلفة من الشعير — أن نقص كثافة الثغور بمقدار ٢٥٪ كان مصاحبًا بنقص فى معدل النتح قدره ٢٤٪، دون أن يكون لذلك أى تأثير فى معدل البناء الضوئى (عن Parsons ١٩٧٩). كما وجدت علاقة عكسية بين كثافة الثغور بالأوراق ومعدل البناء الضوئى فى كل من الفاصوليا والذرة، ولكن لم يستدل على وجود أية علاقة بين كثافة الثغور بأى من معدلى البناء الضوئى أو النتح فى عدد من الأنواع النباتية الأخرى (عن Quisenberry ١٩٧٩).

وعمومًا .. فإن معظم الماء الذى يمتصه النبات يفقد مباشرة بالنتح من خلال الثغور، بينما يفقد جزء يسير منه (من ٢٪–٥٪ حسب النوع النباتى) عن طريق النتح الأديمى (من خلال أديم البشرة مباشرة)، ولا يستفيد النبات — فى نموه — سوى بأقل من ٥٪ من كمية الماء الكلية الممتصة، والتى تقدر فى الذرة بنحو ٢٠٥ لترات من الماء خلال موسم النمو.

ولخفض كمية الماء التى تفقدها النباتات بالنتح يتعين أن تنغلق الثغور عندما تتعرض للشدِّ الرطوبى. وتختلف درجة الشدِّ الرطوبى التى تستحث الثغور على الانغلاق باختلاف الأنواع النباتية؛ فهى –٨ ضغط جوى فى الفاصوليا مقارنة بنحو –٢٨ ضغط جوى فى القطن تحت ظروف الحقل، تنخفض إلى –١٦ ضغط جوى تحت ظروف البيوت المحمية (عن Quisenberry وآخرين ١٩٧٩).

بهتان لون الأوراق

يمكن أن يؤثر لون الأوراق فى خصائصها الحرارية، ومن أبرز الأمثلة على ذلك سلالات القمح ذات الأوراق الصفراء (التى تكون أقل احتواء على الكلوروفيل عما تحتويه الأصناف العادية ذات الأوراق الخضراء)، وهى التى تكون أكثر عكسًا للأشعة الضوئية. وتكون حرارتها أقل ارتفاعًا، ولا تكون الأضرار التى يمكن أن تحدث لنظام البناء الضوئى فيها فى ظروف الإضاءة العالية والجفاف بنفس القدر الذى يحدث فى الأصناف العادية (Blum ٢٠٠٧).

صغر حجم الخلايا وبطء النمو النباتى

يلاحظ أن خلايا النباتات تكون أصغر حجمًا فى ظروف نقص الرطوبة الأرضية، كما تكون فجواتها صغيرة الحجم. وتتميز الخلايا الصغيرة الحجم بأنها تكون أقل تعرضًا للأضرار الميكانيكية أثناء جفاف الأنسجة النباتية، كما أنها تسمح بانخفاض الضغط الأسموزى فيها؛ الأمر الذى يزيد من قدرتها على البقاء منتفخة.

وينعكس الحجم الصغير للخلايا – فى النباتات التى تتحمل الجفاف – على معدل نمو بادراتها، ونباتاتها الكاملة، وأعضائها المختلفة، وخاصة الأوراق؛ حيث تكون صغيرة الحجم نسبيًّا. إلاّ أن استمرار الخلايا فى النمو والزيادة فى الحجم – تحت ظروف نقص الرطوبة الأرضية – يعنى تميز النباتات بقدرة أكبر على تحمل الجفاف. ففى ظروف الجفاف .. تموت النباتات الحساسة، ويتوقف نمو النباتات المتوسطة التحمل، بينما يستمر نمو النباتات الشديدة التحمل.

التبكير فى النضج

يفيد التبكير فى النضج فى زيادة إنتاجية المحاصيل الزراعية عند نقص الرطوبة الأرضية، وهو – كما أسلفنا – يعد إفلاتًا من ظروف الجفاف؛ لأنه لا يجعل النبات أكثر تحملاً لظروف الجفاف إن تعرض لها. وقد وجد فى القمح – على سبيل المثال – ارتباط سالب قوى بين محصول الحبوب وعدد الأيام إلى حين بدء ظهور السنبلة، وأمكن إرجاع ٤٠٪–٩٠٪ من الاختلافات بين السلالات فى محصول الحبوب – تحت ظروف الجفاف – إلى مدى التبكير فى النضج. كما توصل الباحثون إلى أن محصول قمح الشتاء يزداد – فى ظروف الجفاف – بمقدار ٥٤–١٢٠ كجم/هكتار مع كل تبكير فى النضج بمقدار يوم واحد فى الأصناف الأكثر تبكيرًا من الصنف Kharkof.

ويجب الحذر عند الاعتماد على التبكير فى النضج بهدف الانتخاب لزيادة المحصول فى ظروف الجفاف؛ فهذه الصفة لا تفيد كثيرًا إلاّ عند اعتماد الزراعة على مخزون الرطوبة فى التربة. أما فى السنوات الكثيرة الأمطار، أو عند الاعتماد على الرى فى إنتاج المحصول .. فإن الأصناف المبكرة قد تغل محصولاً أقل من نظيرتها المتوسطة النضج أو المتأخرة.

تأخر الوصول لحالة الشيخوخة

بطء الشيخوخة slow senescence أو عدم الشيخوخة non-senece أو تأخر الشيخوخة delayed senescence، أو استمرار اللون الأخضر stay-green .. كلها مسميات لحالة لا

تفقد فيها الأوراق لونها الأخضر بنفس السرعة التى يحدث بها ذلك فى الأصناف العادية. توجد تلك الصفة فى عديد من المحاصيل الرئيسية، وهى تفيد فى استمرار البناء الضوئى فيها لفترة أطول من الوقت، ومن ثم زيادة المحصول. وتفيد تلك الصفة فى الحد من تأثير الجفاف الذى يُسرع من شيخوخة الأوراق. وتجرى الدراسات على تحسين صفة استمرار اللون الأخضر من خلال إما تحفيز إنتاج النباتات للكينتين، وإما من خلال تثبيط إنتاج الإثيلين بالشفرة المضادة (Blum ٢٠٠٧).

زيادة مخزون الماء فى الجدر الخلوية

يفيد تخزين الماء فى الجدر الخلوية Apoplastic Water كمخزون احتياطى يعمل على تأجيل جفاف الأنسجة النباتية حال تعرض النباتات لنقص فى الرطوبة الأرضية. وقد لوحظ وجود مخزون كبير من هذا الماء فى النباتات التى تتحمل ظروف الجفاف؛ ويعنى ذلك أن الجدر الخلوية السميكة — التى تكون أكثر قدرة على تخزين الماء — تعد من العوامل الهامة فى تحمل النباتات للجفاف.

تحمل الأغشية الخلوية لأضرار الجفاف

وجد أن الكائنات الحية، والأعضاء النباتية — التي يمكنها البقاء تحت ظروف الجفاف — تتميز بتمثيل سكر التريهالوز trehalose أثناء فقدها للرطوبة، أو أثناء إعادة اكتسابها للرطوبة بعد جفافها. ويُعتقد أن التريهالوز يغير الخصائص الفيزيائية لليبيدات الفوسفورية Phospholipids التى توجد فى الأغشية الخلوية بطريقة تسمح بثبات تلك الأغشية فى ظروف الجفاف. كما ذُكر أن الخصائص الفيزيائية لليبيدات الجافة تكون — فى وجود التريهالوز — مماثلة لما تكون عليه فى الليبيدات الرطبة hydrated lipids (عن Myers وآخرين ١٩٨٦).

توفر قنوات الماء بالأغشية الخلوية

توجد بالغشاء البلازمى المحيط بالسيتوبلازم، وكذلك الغشاء البلازمى المبطن له حول

الفجوات العصارية (الـ tonoplast) ما يعرف باسم قنوات الماء water channels، أو الثقوب المائية aquaporins، وهى بروتينات توجد بتلك الأغشية وتنظم انتقال الماء عبره. وهذه الثقوب تختص بمرور الماء فقط، وتستجيب لإشارات معينة أو محولات جزيئية molecular switches. وتلعب تلك الثقوب دورًا هامًا فى العلاقات المائية بالخلايا استجابة للنقص المائى فى النباتات والشد الأسموزى؛ مما يؤدى إلى تحسين انتقال الماء. ولا شك أن الفهم الأفضل لطبيعة عمل تلك القنوات أو الثقوب المائية سوف يزيد من فهمنا لطبيعة تحمل شدّ الجفاف، وهو أمر يحظى باهتمام الباحثين (Blum ٢٠٠٧).

المحافظة على معدل البناء الضوئى المناسب

تؤثر جميع العوامل الفسيولوجية التى سبق بيانها – بصورة مباشرة، أو غير مباشرة فى معدل البناء الضوئى فى النباتات؛ فهو المحصلة النهائية لمدى قدرة النبات على تحمل الجفاف. وقد وجدت – بالفعل – اختلافات فى معدل البناء الضوئى بين أصناف وسلالات عديد من الأنواع النباتية؛ ولكن ظهور تلك الاختلافات – تحت ظروف الجفاف فقط – أمر لم يمكن إثباته إلاّ فى أنواع قليلة، منها السورجم (عن Clarke & Townley-Smith ١٩٨٤).

القدرة على زيادة إنتاج حامض الأبسيسك فى ظروف شد الجفاف

يزداد مستوى حامض الأبسيسك ف النبات بدرجة كبيرة استجابة لشدّ الجفاف، مما يؤدى إلى انغلاق الثغور، ومن ثم خفض مستوى الفقد المائى بالنتح من الأوراق، وتنشط جينات الاستجابة للشدّ. وهذا التفاعل قابل لأن يُعكس؛ فما أن يصبح الماء متوفرًا حتى ينخفض مستوى حامض الأبسيسك، ويعاد انفتاح الثغور. ولذا .. فإن زيادة حساسية النباتات لحامض الأبسيسك تعد أحد الأهداف الهامة لتحسين تحمل الجفاف (ISAAA ٢٠٠٨).

التعديل أو التنظيم الأسموزى

أن بقاء الخلايا منتفخة يعد أمرًا حيويًا بالنسبة لنموها وزيادة حجمها، وبذا ..

فإن انتفاخ الخلايا الدائم يعد ضروريًّا لاستمرار النمو النباتي .. ونظرًا لأن نقص الرطوبة الأرضية يؤدى إلى فقدان الخلايا لبعض رطوبتها – الأمر الذى يؤدى إلى انكماشها – فإن نقص الرطوبة يكون مصاحبًا بنقص فى معدل النمو النباتى، بما فى ذلك نمو الجذور الضرورى لاستمرار امتصاص الماء من أكبر قدر ممكن من التربة القليلة الرطوبة.

ويمكن المحافظة على بقاء الخلايا منتفخة ببعض وسائل التأقلم؛ مثل: صغر حجم الخلايا، وزيادة مطاطية الأغشية الخلوية، وزيادة الضغط الأسموزى للخلايا، فيما يعرف باسم التنظيم الأسموزى. ويحدث التنظيم الأسموزى من خلال تراكم المواد العضوية الذائبة فى السيتوبلازم.

ومن أهم المركبات التى تتراكم فى ظروف الجفاف ما يلى (عن Hughes وآخرين ١٩٨٩).

Betaine	Ascorbate
Glutathione	Proline
alpha–tocopherol	Polyols (mannitol, soroitol, pinitol)

ويُفيد التعديل أو التنظيم الأسموزى osmotic adjustment فيما يلى:

١– المحافظة على بقاء الخلايا ممتلئة، مما يعمل على تأخير الذبول.

٢– المحافظة على استمرار النمو والإنتاج فى ظل ضعف الوضع المائى للنبات.

٣– حماية بروتينات الخلايا، والإنزيمات، والجزيئات الكبيرة macromolecules، وعضيات الخلية، والأغشية البلازمية من الجفاف والتلف.

٤– استمرار الجذور فى النمو وامتصاص الماء من الطبقات السفلى من التربة.

٥– المحافظة على حيوية الأنسجة الميرستيمية فى ظروف الجفاف.

ولقد وجدت علاقة قوية بين التعديل الأسموزى وإنتاج الكتلة الحيوية تحت ظروف شدّ الجفاف فى كل من القمح والذرة الرفيعة وعديد من البقول والصليبيات.

هذا .. وبعد زوال حالة شدّ الجفاف فإن مختلف المركبات العضوية التي سبق تراكمها أثناء التعديل الأسموزى يُستفاد منها فى استعادة النمو السريع (Blum ٢٠٠٧).

وقد تبين من الدراسات — التى أُجريت على ظاهرة التنظيم الأسموزى — أن سلالات القمح التى أظهرت قدرًا عاليًا من تلك الخاصية كان محصولها تحت ظروف الجفاف أعلى من نظيراتها الأقل قدرة على التنظيم الأسموزى، كما تميزت سلالات السورجم الأكثر قدرة على تحمل الجفاف بتنظيم أسموزى عالٍ.

يُعد البرولين أحد أهم المركبات العضوية الذائبة المتوافقة التى تتراكم فى النبات فى مواجهة الشدّ الأسموزى، خاصة فيما يتعلق بشدّ الجفاف وشدّ الملوحة. ويحدث هذا التراكم للبرولين بطريقتين: تنشيط تمثيل البرولين، وتثبيط تحلله، علمًا بأن الإنزيمين المصاحبين فى هذا الشأن تحت ظروف الشد — هما: delta-pyrroline-5-carboxylate synthetase (اختصارًا: P5CS)، و prolyine dehydrogenase (اختصارًا: ProDH). ولقد وضح فى التبغ المحول وراثيًّا أن البرولين يعمل كحامٍ أسموزى، وأن زيادة إنتاجه توفر حماية من حالات الشدّ الأسموزى فى النباتات المحولة (Yoshiba وآخرون ١٩٩٧).

ولقد تراوح محتوى نباتات الطماطم والفلفل والكرنب من البرولين — فى ظروف توفر الرطوبة الأرضية — من ٠,٢-٠,٦ مجم/جم (على أساس الوزن الجاف)، ولكن محتواها ارتفع إلى ٥٠ مجم/جم وزنًا جافًا فى ظروف الجفاف (عن Parsons ١٩٧٩). ووجدت نفس هذه العلاقة بين تركيز البرولين والرطوبة الأرضية فى كل من: عشب برمودا، والشعير، والسورجم، والقمح.

ومع ذلك .. فلم تظهر علاقة واضحة بين تراكم البرولين فى النباتات وبين قدرتها على تحمل الجفاف. ففى السورجم .. وجدت اختلافات معنوية بين الأصناف فى مدى تراكم البرولين فيها، ولكن دون أن يكون لذلك أدنى علاقة بقدرتها على تحمل الجفاف (Clarke & Townley-Smith ١٩٨٤)، بينما كان تراكم البرولين بدرجة أكبر فى سلالات الشعير الأكثر قدرة على تحمل الجفاف.

ووجد أن البرولين تراكم فى جميع أصناف الطماطم المختبرة بزيادة فترة تعرضها للجفاف، ولكن دون أن يكون هناك أى ارتباط بين ذلك التراكم وتحمل الجفاف؛ بما يعنى عدم إمكان الاعتماد على تلك الخاصية فى التقييم لتحمل الملوحة (Thakur ١٩٩١).

وتبين لدى مقارنة تراكم البرولين فى عدد من أصناف الفاصوليا المتحملة للجفاف (مثل Negro 150، و Michoacan 12A3) والحساسة (مثل Flor de Mayo، و Cacahuate 72) ووجد أن البرولين الحر تراكم فى أوراق كل الأصناف، وكان أكثر التراكم فى الصنفين الحساسين. ولقد اقترح أن تراكم البرولين ربما يكون أحد أعراض شدِّ الجفاف فى الأصناف الحساسة، وربما يلعب دورًا هامًّا فى المحافظة على امتلاء الخلايا turger فى الأصناف المتحملة للجفاف (Andrade وآخرون ١٩٩٥).

القدرة على تكوين مضادات الأكسدة

تمثل الجذور الحرة free radicals والبيروكسيدات peroxides فئة من الجزيئات التى تنتج من أيض الأكسجين، وتعرف باسم المواد أو العناصر النشطة فى الأكسدة reactive oxygen species (اختصارًا: ROS). هذا وتوجد مصادر عديدة للـ ROS يمكن أن تُحدث أضرار أكسدة للكائنات الحية. وتأتى معظمها كنواتج جانبية لتفاعلات طبيعية وضرورية، مثل تلك الخاصة بتوليد الطاقة فى الميتوكوندريا. وتكون الجذور الحرة غير ثابتة لأن بها إليكترونات غير متزاوجة unpaired فى تركيبها الجزيئى؛ مما يجعلها تتفاعل على التو مع أى مادة حولها؛ وبذا .. فإنها تتلف الأغشية الخلوية، والإنزيمات، والدنا DNA.

ومضادات الأكسدة مواد نشطة تتكون طبيعيًا فى كل الكائنات الحية، وتؤدى إلى التخلص من الجذور الحرة. ومن أمثلتها الـ superoxide dismutase، والـ catalase، والـ glutathione reductase، والـ dehydroxyascorbate reductase، والـ monodehydroxyascorbate reductase، والـ ascorbate peroxidase. ونجد – مثلاً –

أن الـ superoxide dismutase يحول الـ O_2^o إلى فوق أكسيد الأيدروجين، والـ catalase يحول فوق أكسيد الأيدروجين إلى أكسجين O_2.

يزداد الشدّ التأكسدى فى النباتات فى ظروف الجفاف والشدّ الأسموزى وبعض حالات الشدّ الأخرى، ويعمل تواجد مضادات الأكسدة على الحد من أضرار الـ ROS (عن Hughes وآخرين ١٩٨٩، و Blum ٢٠٠٧).

إنتاج بروتينات الـ LEA

تعرف مجموعة من البروتينات ذات وزن جزيئى صغير يُنَظَّم إنتاجها فى البذور أثناء تكوينها، كما فى الشعير على سبيل المثال. ويلعب تكوينها أثناء تكوين جنين البذرة دورًا فى حماية الجنين أثناء نضج البذور وفقدها للرطوبة خلال تلك المرحلة. وتعرف تلك البروتينات باسم late embryogenesis abundant proteins (اختصارًا: LEA proteins). وقد تبين أن تلك البروتينات تشكل عائلة تضم عدة بروتينات متشابهة مثل الديهدرينات dehydrins، وأنها ليست قاصرة على أجنة البذور، ويمكن حث إنتاجها تحت ظروف شدّ الجفاف فى عديد من الأنسجة النباتية. وبعض تلك البروتينات يستجيب لحامض الأبسيسك، بينما لا يستجيب بعضها الآخر، وهى تلعب دورًا فى تحمل شدّ الجفاف والشدّ الأسموزى عامة (Blum ٢٠٠٧).

ولمزيد من التفاصيل المبكرة عن فسيولوجيا تحمل الجفاف فى النباتات .. يراجع Turner & Kramer (١٩٨٠)، و Paleg & Aspinall (١٩٨٠). كما يمكن الإطلاع على تفاصيل التغيرات الأيضية ذات العلاقة بتحمل شدّ الجفاف فى Seki وآخرين (٢٠٠٧).

التقييم لتحمل ظروف الجفاف

إن جميع الأسس الفسيولوجية لتحمل النباتات للجفاف – والتى سبقت مناقشتها تحت موضوع طبيعة تحمل الجفاف – يمكن الاستفادة منها فى تقييم النباتات لتحمل الجفاف. والشروط اللازمة لإمكان الاعتماد على أى من تلك الأسس

كوسيلة للتقييم والانتخاب (والتى تجرى عادة فى حجرات النمو أو فى البيوت المحمية) هو إمكان إجرائها بيسر وسهولة، وعدم تسببها فى موت النبات (ليمكن انتخابه عند اللزوم)، وارتباطها بتحمل النباتات لنقص الرطوبة الأرضية تحت ظروف الحقل.

ونضيف فى هذا المقام – إلى ما سبق بيانه من أسس لتحمل الجفاف – ما يلى:

١– الحساسية لاحتراق الأوراق Leaf Firing:

تعد الشيخوخة السريعة للأوراق من الأعراض المعروفة للشدِّ الرطوبى، وتدل على موت أنسجة الورقة بسبب ارتفاع حرارتها الناشئ عن توقف النتح فيها، علمًا بأن درجة الحرارة العظمى المميتة لأوراق معظم النباتات تتراوح من ٤٥–٥٥°م. ويمكن الاعتماد على ظاهرة احتراق الأوراق كدليل على مدى حساسية النباتات للجفاف. فمثلاً .. تُقيم نباتات الأرز لتحمل الجفاف بتقدير مدى جفاف قمة الأوراق بعد ٣٩ يومًا من آخر رية للحقل.

٢– التفاف الأوراق Leaf rolling:

يعد التفاف الأوراق من الأعراض المميزة للشدِّ الرطوبى فى النباتات، كما يعد وسيلة – من جانب النباتات – لتقليل فقد الرطوبة بالنتح. وقد لوحظ وجود اختلافات بين أصناف وسلالات الحبوب فى مدى التفاف أوراقها تحت ظروف الجفاف، وارتباط تلك الاختلافات بظواهر أخرى فسيولوجية وثيقة الصلة بقدرة النباتات على تحمل الجفاف. ففى الأرز .. كان مردّ قلة التفاف الأوراق فى بعض السلالات – تحت ظروف الجفاف – إلى تمتع تلك السلالات بقدر أكبر من التنظيم الأسموزى.

هذا .. بينما وجد فى القمح، والسورجم، وفى سلالات أخرى من الأرز أن انخفاض التفاف الأوراق فيها كان بسبب ارتفاع محتواها الرطوبى. ولا شك فى أنه

يمكن الاعتماد على خاصية تأخر ظهور حالة التفاف الأوراق عند نقص الرطوبة الأرضية كدليل على استمرار بقاء الخلايا النباتية ممتلئة ومنتفخة turgid تحت تلك الظروف. ويستفاد من تلك الخاصية – فعلاً – في برامج تربية الأرز والذرة والسورجم لتحمل الجفاف.

٣- درجة حرارة الأوراق:

ترتبط درجة حرارة الأوراق – تحت ظروف نقص الرطوبة الأرضية – ارتباطًا وثيقًا بمعدل النتح، الذى يكون – بدوره – دليلاً على مدى قدرة النبات على امتصاص الرطوبة اللازمة لاستمرار عملية النتح؛ أى على مدى تشعب وكثافة نموه الجذرى.

وقد توصل Stark وآخرون (١٩٩١) – من دراستهم على ١٤ صنفًا وسلالة من البطاطس – إلى وجود علاقة خطية بين ΔT (وهى الفرق بين درجة حرارة الهواء ودرجة حرارة النموات الخضرية أثناء النهار فى الأيام الصحوة)، والنقص فى ضغط بخار الماء Vapor Pressure Deficit – فى النباتات – فى حالات معاملات الرى المختلفة؛ وبذا .. أمكنهم استخدام ΔT – بكفاءة – فى تقييم القدرة النسبية على تحمل ظروف الجفاف فى البطاطس.

كذلك فإن تقديرات ΔT – حتى عند توفر الرطوبة الأرضية – تفيد فى التقييم لتحمل الشدِّ الرطوبى. فمثلاً .. وجد أن نسبة المحصول فى الحقول المروية إلى غير المروية لأصناف مختلفة من الدخن اللؤلؤى كانت مرتبطة إيجابيًّا بتقديرات ΔT فى الحقول المروية. وفى القطن .. كانت السلالات ذات درجات الحرارة الأعلى للنموات الخضرية – فى القطع المروية – هى الأقوى نموًّا فى القطع غير المروية. كما وجد فى السورجم أن السلالات والأصناف ذات النموات الخضرية الأعلى حرارة فى ظروف توفر الرطوبة الأرضية كانت أقل حساسية للتغيرات فى ضغط بخار الماء – تحت ظروف الجفاف – وأكثر محصولاً من الأقل حرارة (عن Stark وآخرين ١٩٩١).

ويمكن تقدير درجة حرارة الأوراق – عن بعد – بالاستعانة بتومومتر يعتمد على الأشعة تحت الحمراء الصادرة من النباتات. ويكفى فى هذا الشأن مقارنة النباتات مع بعضها البعض تحت نفس الظروف، مع تقسيمها إلى ثلاث فئات تكون درجة حرارة نمواتها الخضرية منخفضة، أو متوسطة، أو مرتفعة، وانتخاب النباتات التى تكون حرارتها منخفضة؛ لأنها تكون أكثر قدرة على امتصاص الرطوبة اللازمة لها من التربة تحت ظروف الجفاف. ومع ذلك فإن النباتات التى تكون حرارتها عالية – وهى التى ينخفض فيها معدل النتح – قد تكون هى المطلوبة عند الرغبة فى توفير الرطوبة الأرضية لمراحل أخرى من النمو تكون أكثر حساسية للنقص الرطوبى.

وقد اتبعت طريقة تقدير درجة حرارة الأوراق فى برامج التربية لتحمل الجفاف فى كل من القمح، والذرة، وفول الصويا (عن Blum ١٩٨٩).

٤– كثافة وتشعب المجموع الجذرى

وجد أن صفات النمو الجذرى – مثل وزنه ودرجة تشعبه – ترتبط فى كل من الذرة والأرز بالقوة اللازمة لاقتلاع النباتات من التربة. ويعد هذا الاختبار وسيلة سهلة وسريعة لتقدير مدى تشعب وكثافة النمو الجذرى الذى يصعب قياسه بدقة بصورة مباشرة، فضلاً عما يصاحب طرق التقدير المباشرة من تباينات كبيرة فى العينات المقاسة.

وقد أوضحت دراسة أجريت على ٢٥٠ تركيبًا وراثيًا من البطاطس وجود ارتباط معنوى بين القوة اللازمة لجذب النباتات من التربة وكل من: طول الجذور، والوزن الجاف للجذور التى تم جذبها، والتى تبقت فى التربة، وطول النبات، وعدد السيقان، وكذلك مع عدد الدرنات الصغيرة المتكونة ووزنها فى سبع سلالات كانت قد بدأت فى تكوين الدرنات وقت إجراء الاختبار (عن Ekanayake & Midmore ١٩٩٢).

٥– الانتخاب لصفة المحصول:

يفيد الانتخاب لصفة المحصول العالى تحت ظروف الجفاف فى تمييز الأصناف

والسلالات المرغوب فيها مباشرة، إلاّ أن لذلك الاختبار عيوبًا كبيرة، هى كما يلى:

أ- الحاجة إلى استمرار الاختبار إلى حين الانتهاء من حصاد المحصول؛ الأمر الذى يستنفذ كثيرًا من الوقت والجهد.

ب- يعتمد الاختبار على مجرد مقارنة السلالات ببعضها البعض فى صفة المحصول نظرًا لأن السلالات ذات الإنتاجية العالية قد تستمر متميزة عن غيرها من السلالات تحت ظروف الجفاف .. لذا .. فإن انتخابها ربما لا يكون معتمدًا على قدرة حقيقية فى النبات على تحمل الجفاف.

جـ- كثيرًا ما يؤدى هذا الاختبار إلى استبعاد سلالات جيدة تحمل صفات فسيولوجية تؤهلها لتحمل الجفاف، ولكن محصولها يكون منخفضًا؛ فلا تبرز فى اختبارات التقييم للمحصول.

٦- الانتخاب فى مزارع الأنسجة:

ربما كان من السهل الانتخاب لتراكم مركبات عضوية معينة – وثيقة الصلة بظاهرة التنظيم الأسموزى – فى مزارع الأنسجة، ولكن تبقى – بالرغم من ذلك – بعض أوجه القصور فى الاعتماد على مزارع الأنسجة لانتخاب نباتات تتحمل ظروف الجفاف؛ منها ما يلى:

أ- إنتاج النباتات الكاملة من سلالات الخلايا المنتخبة.

ب- احتمال عدم وجود أية علاقة بين تحمل الخلايا المفردة للجفاف وتحمل النباتات الكاملة النمو؛ لأن التنظيم الأسموزى فى النبات الكامل قد يتحقق من خلال تجزئ نواتج البناء الضوئى بين أعضاء النبات المختلفة وأنسجته، وخلاياه. كما قد يتحقق ذلك من خلال توقف فى نمو النبات الكامل؛ الأمر الى يوفر نواتج البناء الضوئى لتأمين التنظيم الأسموزى، وهو ما يصعب تخيل حدوثه فى مزارع الأنسجة (عن Blum ١٩٨٩).

وبالرغم من ذلك .. تفيد مزارع الأنسجة فى تجنب كافة العوامل التى يصعب التحكم فيها تحت ظروف الحقل، والتى قد تؤثر فى استجابة النباتات لظروف الجفاف.

ويتحقق الشدّ الرطوبى فى مزارع الأنسجة بإضافة بعض المركبات التى تزيد الضغط الأسموزى لبيئة الزراعة، مثل البوليثيلين جليكول ٦٠٠٠، الذى لا يمكنه المرور خلال الجدر الخلوية إلى داخل الخلايا. ويؤدى الفرق فى الضغط الأسموزى بين البيئة المغذية والخلايا النامية فيها إلى جفاف الخلايا وانهيار جدرها الخلوية. تعرف هذه الظاهرة باسم Cytorhysis، وهى تختلف عن ظاهرة البلزمة التى ينكمش فيها البروتوبلازم، بينما تبقى الجدر الخلوية فى مكانها؛ بسبب دخول المركب المُحدث للبلزمة من خلال الجدر الخلوية إلى الفراغ الذى يفصلها عن الغشاء البلازمى الخارجى لبروتوبلازم الخلية.

ونظرًا لعدم استطاعة البوليثيلين جليكول المرور من خلال الجدر الخلوية، فإنه لا يكون له أى دور فى التنظيم الأسموزى بالخلايا، مقارنة بما يحدث إذا استخدمت مركبات عضوية ذات وزن جزيئى منخفض، أو أيونات معينة لرفع الضغط الأسموزى فى البيئة المغذية. وبذا .. فإن الخلايا تتعامل مع الشدّ الرطوبى — الذى يحدثه البوليثيلين جليكول — حسب تركيبها الوراثى وقدرتها على تحمل تلك الظروف، ويكون تأثرها مقصورًا على ما يحدثه الشدّ الرطوبى بها، دون أن تحدث أية تأثيرات سامة من جراء امتصاص الخلايا لتركيزات عالية من أيونات معينة قد تستخدم لزيادة الضغط الأسموزى فى بيئة الزراعة.

وقد استخدمت هذه الطريقة فى الحصول على سلالات خلايا من صنف الطماطم VFNT Cherry قادرة على النمو فى بيئة مغذية تحتوى على ٣٠ جم بوليثيلين جليكول ٦٠٠٠/١٠٠ مل.

كما أمكن التمييز بين مزارع الخلايا التى حدث فيها مجرد تأقلم فسيولوجى

على ظروف الشد الرطوبى وبين سلالات الخلايا التى تميزت بقدرة وراثية ثابتة على تحمل تلك الظروف؛ حيث فقدت المزارع قدرتها على تحمل الشدّ الرطوبى سريعًا بعد نقلها إلى مزارع خلت من البوليثيلين جليكول. ويحدث هذا التأقلم — بصورة خاصة — عند زيادة تركيز البوليثيلين جليكول تدريجيًا فى البيئة المغذية من ١٥ إلى ٣٠ جم/١٠٠ مل (عن Hasegawa وآخرين ١٩٨٤).

ويلخص Singh (١٩٩٣) أهم الصفات التى استخدمت فى التقييم لتحمل الجفاف فيما يلى:

الصفة	النوع المحصولى
ثبات المحصول	القمح — الأرز — الذرة — الشعير — السورجم
الجهد المائى للأوراق	السورجم — القمح — الأرز — فول الصويا — القطن
التفاف الأوراق	الأرز
النمو الجذرى	السورجم — الأرز — الشوفان — القمح — الذرة
قطر نسيج الخشب بالجذور	القمح
التعديل الأسموزى	القمح — السورجم
توصيل الثغور	القطن
تراكم حامض الأبسيسك	السورجم — الأرز — القمح
حرارة النمو الخضرى	الذرة — القطن
بقاء البادرات ونموها	البرسيم الحجازى
استعادة البادرات لنموها بعد حالة الشدّ	الذرة
النمو فى ظروف الشدّ	الذرة
القدرة على الإزهار	الفاصوليا
تراكم البرولين	الشعير، و *Brassica* spp.

كما يلخص Khan وآخرون (٢٠١٠) أهم الصفات ذات العلاقة بآليات تحمل الجفاف ومدى التباين الوراثى فيها فيما يلى:

الآلية	الصفة	التباين الوراثى
الإفلات من الجفاف	المساحة الورقية الخاصة specific leaf area	منخفض
	التبكير فى النضج	متوسط
تجنب الجفاف	المادة الجافة بالنموات الخضرية	متوسط
	كفاءة استعمال المياه	متوسط
	كفاءة النتح	متوسط
	توصيل الثغور	عالى
	حرارة الأوراق	منخفض
	مواصفات أديم الورقة	غير معروف
	طول الجور	منخفض
	الوزن الجاف للجذور	متوسط
تحمل الجفاف	الجهد الأسموزى	متوسط
	الاستجابة للتأكسد	غير معروف

ونظرًا لأهمية الفقد الرطوبى، ومعدل البناء الضوئى — تحت ظروف الجفاف — فى تحمل النباتات للجفاف .. فإن تلك القيم تدخل فى معادلات حساب المحصول البيولوجى والمحصول الاقتصادى، كما يلى:

$$W = mT/E_0$$

حيث إن:

W = المحصول البيولوجى.

m= ثابت خاص بالنبات.

T= النتح الخاص بالمحصول Crop Transpiration.

E_0= التبخر السطحى والنتح المكنان للمحصول Potential Evapotranspiration.

ويمكن استبدال القيمة T بالقيمة E_a، وهى التبخر السطحى والنتح الفعليان للمحصول.

أما المحصول الاقتصادى فيقدر بالمعادلة التالية:

$$EY = E_a \times WUE \times HI$$

حيث إن:

EY = المحصول الاقتصادى.

WUE = كفاءة استعمال الماء Water Use efficiency (كمية الماء المفقودة مقابل كل وحدة وزن من المادة العضوية المصنعة).

HI = دليل الحصاد (عن Blum ١٩٨٩).

وراثة تحمل الجفاف فى النباتات

يعتقد أنه باستثناء بعض الصفات البسيطة المؤثرة فى القدرة على تحمل الجفاف فى النباتات، فإن غالبية حالات تحمل الجفاف كمية، كما يعتقد أن مختلف السلالات التى تُظهر تلك الصفة تتميز بنظم مختلفة لتحمل الجفاف؛ نظرًا لنشأتها فى ظروف بيئية متباينة. لذا .. فإن تهجين تلك السلالات — مجتمعة — قد يعطى الفرصة لظهور انعزالات وراثية أكثر تحملاً للجفاف من كل سلالة على حدة.

إن وراثة الصفات ذات العلاقة بتحمل الجفاف يتراوح بين الـ oligogenic (يتحكم فيها جينات قليلة العدد) إلى polygenic (يتحكم فيها عديد من الجينات). ويبين جدول (٨-١) نظام التحكم الوراثى فى تلك الصفات. وعمومًا .. فإن صفات الأوراق (مثل الطبقة الشمعية واللمعان، واللون الرمادى المزرق glucousness والأوراق الملساء) غالبًا هى oligogenic. وكذلك يبدو أن صفات تراكم حامض الأبسيسك والبرولين (حتى ٦ أضعاف فى الشعير)، وعقد القرون دون سقوط للأزهار فى الفاصوليا هى أيضًا oligogenic. هذا .. إلا أن الصفات الأخرى التى يعتقد فى ارتباطها بمقاومة الجفاف يبدو أنها polygenic. وتتباين درجة التوريث فى الصفات التى دُرست فيها تلك الخاصية بين المنخفضة (كما فى صفة توصيل الثغور فى القطن) والمرتفعة (كما فى صفة قطر الخشب فى القمح). وترتبط معظم تلك

الصفات بكمية المحصول تحت ظروف الشدٍّ، إلا أن ذلك الارتباط يكون – غالبًا – ضعيفًا. وكما يظهر فى الجدول .. فإن الانتخاب لبعض تلك الصفات يكون فعالاً (عن Singh ١٩٩٣).

جدول (٨–١): نظام التحكم الوراثى فى بعض الصفات المؤثرة فى تحمل الجفاف (عن Singh ١٩٩٣).

الصفة	المحصول	عدد الجينات والفعل الجينى[أ]	درجة التوريث	الارتباط والصفات المرتبطة[أ]	ملاحظات
تجنب فقد الرطوبة					
صفات الجذور[ب]	الأرز	D,A	متوسطة	+ مع استجابة النمو الخضرى للجفاف	—
قطر خشب الجذر	القمح	—	عالية	—	تستجيب للانتخاب
توصيل الثغور	القطن	A, D	منخفضة	—	—
التعديل الأسموزى	القمح	بسيطة	—	+ مع المحصول	—
	Brassica sp.	—	–	+ مع المحصول وتوصيل الثغور	–
	السورجم	–	–	+ مع المحصول وتحمل الجفاف	قد تقلل المحصول
تراكم حامض الأبسيسك	القمح	بسيطة	–	+ مع المحصول	الانتخاب فعال
الشمع السطحى	السورجم	Bm1, Bm2	–	–	–
الشمع السطحى غير الكثيف	السورجم	h1, h2, h3	–	–	–
الشمع الأديمى	الشعير	٥٦ جين	–	–	–
لمعان الأوراق	السورجم	gl1-gl10	–	–	–
اللون الرمادى المزرق للأوراق	القمح	w1, W1, $W1^1$, W2, $W2^b$, $W2^1$	–	–	تؤثر فى التركيب الكيميائى للشمع

تابع جدول (٨-١).

الصفة	المحصول	عدد الجينات والفعل الجينى[أ]	درجة التوريث	الارتباط والصفات المرتبطة[ب]	ملاحظات
الأوراق الملساء	فول الصويا	جين واحد سائد	–	–	–
احتفاظ الأوراق بالرطوبة	القمح	D	–	–	–
تحمل فقد الرطوبة					
استعادة البادرات لنموها[جـ]	الذرة	D > R	–	–	—
نمو البادرات[جـ]	الذرة	–	–	–	فعالد للانتخاب لتحمل الجفاف
عقد القرون	الفاصوليا	١-٢ جين سائد	–	–	–
تراكم البرولين	*Brassica* sp.	A	–	–	الانتخاب فعال
	الشعير	بسيطة	–	–	–
الجهد المائى للأوراق[جـ]	عدة محاصيل	–	–	+ مع المحصول والقدرة على امتصاص الماء	–
تأخر عفن الأوراق[جـ]	الأرز	–	–	–	الانتخاب فعال
حرارة النمو الخضرى[جـ]	الذرة	–	–	+ مع المحصول	تزيد كمية المحصول

أ- D: سيادة، و A: تأثير إضافى، و + : تحت ظروف الشدّ وكذلك عدم الشدّ.

ب- الجذور الطويلة، وعدد الجذور، ونسبة النمو الجذرى إلى النمو الخضرى العالية، وكثافة النمو الجذرى، وزيادة الوزن الجاف للجذور.

جـ- تحت ظروف الشدّ.

ومن الدراسات القليلة التى أجريت على وراثة الصفات ذات العلاقة بتحمل الجفاف فى النباتات تبين ما يلى:

١- كانت صفة انغلاق الثغور فى القطن — تحت ظروف الشدّ الرطوبى — كمية،

وظهر فيها تأثير كل من الإضافة والسيادة، وكانت درجة توريث الصفة منخفضة، ولم يكن للأم أى تأثير فى الصفة التى كانت سائدة تمامًا تحت ظروف الشدِّ الرطوبى العالى (عن Quisenberry ١٩٧٩).

٢- كانت درجة توريث تراكم البرولين فى فول الصويا - تحت ظروف الجفاف فى المختبر - ٥٧٪ (عن Myeres وآخرين ١٩٨٦).

٣- تقوم النباتات تحت ظروف الجفاف بخفض فقدها للماء بإغلاقها للثغور تحت تأثير إشارة من حامض الأبسيسك الذى يُنتج فى تلك الظروف. ولذا أفادت الطفرات غير الحساسة (مثل: abi1-1R3)، وكذلك زائدة الحساسية (مثل: ERA1) لحامض الأبسيسك فى دراسة دورة فى تحمل الجفاف (Dalal وآخرون ٢٠٠٦).

وللتفاصيل المتعلقة بدراسات الـ QTLs الخاصة بتحمل الجفاف فى النباتات .. يراجع Tuberosa & Salvi (٢٠٠٦).

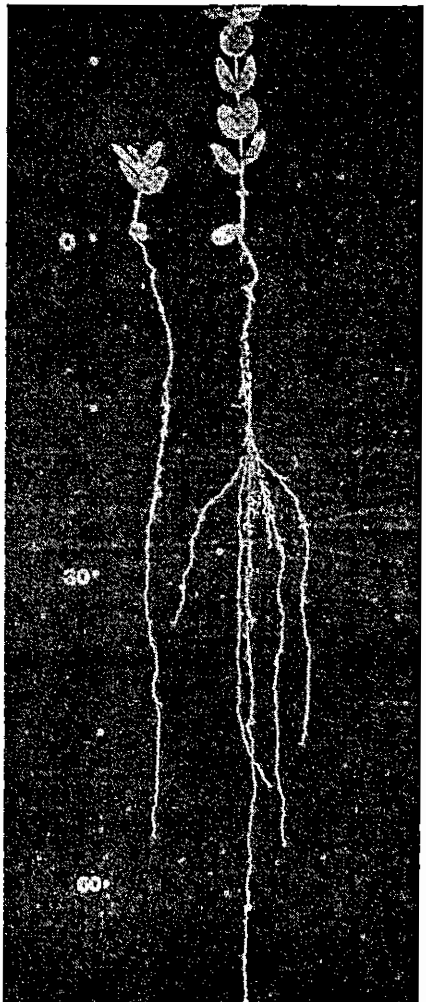
استئناس النباتات التى تتحمل الجفاف

استأنس الإنسان عددًا من النباتات البرية التى تتميز بقدرتها على تحمل الجفاف، بأن زرعها للاستفادة منها كغذاء له، أو لحيواناته الزراعية، أو لاستخلاص مركبات معينة منها ومن أهم هذه النباتات ما يلى:

١- شجرة الهوهوبا Jojoba:

اكتشفت شجرة الهوهوبا *Simmomdsia chinensis* (شكل ٨-١) - التى تتميز بقدرتها العالية على تحمل ظروف الجفاف - فى موطنها الأصلى فى جنوب ولاية كاليفورنيا وولاية أريزونا الأمريكيتين. تحتوى بذور هذه الشجرة على زيت يجمع بين خصائص الدهن والشمع (يتكون كليًّا تقريبًا من إسترات الشمع السائلة)، ويعد بديلاً جيدًا لزيت حيتان العنبر. يدخل هذا الزيت فى صناعة عديد من مركبات تلطيف البشرة لقدرته على النفاذ من مسام الجلد. وله خصائص جيدة فى التشحيم تمكنه من مقاومة الحرارة والبرودة الزائدة مع تغير طفيف فى اللزوجة. وهو يستعمل كذلك فى

صناعات الأدوية، وكحامل لها، وخاصة تلك التى يتعين تناولها عن طريق الفم؛ نظرًا لأن الإنزيمات الهاضمة لدى الإنسان لا يمكنها هضمه. ولزيت الهوهوبا استعمالات أخرى كثيرة كما فى تحضير المواد المطهرة، والعوامل المستحلبة، وعوامل التلوين، وشمع التلميع، والطبقات الواقية على علب المواد الغذائية المصنوعة من الورق.



شكل (٨-١): نباتات هوهوبا بعمر ثلاث شهور، وقد تعقمت جذورها كثيرًا مقارنة بنموها الخضرى.

يرجع تحمل هذه الشجرة للجفاف إلى قدرة جذورها على التعمق إلى مسافة ١٠–٢٠ مترًا في باطن الأرض، ولكن يعيبها أنها لا تبدأ في الإثمار قبل مرور ٣–٦ سنوات على زراعتها. ويقابل ذلك أنها تبقى معمرة لمدة ١٠٠–٢٠٠ سنة.

تنتج شجرة الهوهابا الواحدة نحو ٢ كجم من البذور سنويًا؛ أي بمعدل حوالى ١,٥ طنًّا للفدان في بداية مرحلة إثمارها. والنبات وحيد الجِنس ثنائي المسكن، مستديم الخضرة، أوراقه بيضاوية ومغطاة بطبقة رقيقة من الشمع. ويمكن التمييز بين الأشجار المذكرة والأشجار المؤنثة بعد الزراعة بنحو ١٨–٢٤ شهرًا.

والتلقيح في الهوهابا خلطي بالهواء، ويكفي شجرة مذكرة واحدة لتلقيح من ١٠–١٢ شجرة مؤنثة (عن Arab World Agribusiness — المجلد الأول — العدد الرابع).

وقد اكتشفت طفرة من نبات الهوهوبا تحتوى ثمارها على أربعة مساكن، مقارنة بثلاثة مساكن فقط في النباتات العادية، ووجد أن لهذه الطفرة تأثيرًا كبيرًا على متوسط عدد البذور التي تتكون بالثمرة. ففي النباتات العادية — التي توجد بثمارها ثلاثة مساكن — تحمل ٨٣٪ من الثمار بذرة واحدة، و ١٦٪ تحمل بذرتين، و ١٪ منها فقط تحمل ثلاثة بذور بكل ثمرة، بينما تتميز الطفرة ذات الأربعة مساكن بالثمار بأن ٤٢٪ من ثمارها تحمل بذرة واحدة و ٣٩٪ تحمل بذرتين، و ١٩٪ تحمل ثلاث بذور بكل ثمرة.

هذا .. وقد زرع نبات الهوهابا في مساحة تزيد على ١٦ ألف هكتار في الولايات المتحدة مع مساحات أخرى كبيرة في كل من أستراليا، والهند، وإسرائيل، والمكسيك، ودول أمريكا الجنوبية (Estilai & Hashemi ١٩٩٣).

٢– الجوايال:

يعرف الجوايال بالاسم العلمي *Parthenium argentatum*، وهو نبات صحراوى شجيرى معمر، وموطنه في شمال وسط المكسيك وجنوب غربي ولاية تكساس الأمريكية. ويعد الجوايال من النباتات المنتجة للمطاط (الذى يماثل في نوعيته تمامًا المنتج من

شجرة المطاط *Hevea brasiliensis*)، وسبق استخدامه فى الإنتاج التجارى للمطاط خلال الحرب العالمية الثانية.

وقد توصل Estilai وآخرون (١٩٨٨) إلى سلالات من الجوايال ذات قدرة على إنتاج من ٨٠٠–٩٠٠ كجم من المطاط/هكتار سنويًّا، ويبلغ ذلك ضعف القدرة الإنتاجية للأصناف المزروعة من المحصول فى ذلك الوقت.

وفيما عدا طرز الجوايال الثنائية التضاعف التى تتكاثر جنسيًّا، فإن الجوايال يتكاثر لاإخصابيًّا Apomictically.

ويرتبط إنتاج الجوايال للمطاط بالوزن الجاف للنباتات، ونموها الخضرى الغزير، وقدرتها على سرعة استعادة نموها عقب قطعها عند سطح التربة (حشها)، وقد أمكن تحقيق تقدم فى مجال الانتخاب لتحسين تلك الصفات (Thompson وآخرون ١٩٨٨).

ولمزيد من التفاصيل عن هذا المحصول وزراعته، يراجع Fangmeier وآخرون (١٩٨٤).

تحديات التربية لتحمل الجفاف

إن الانتخاب المباشر لتحسين المحصول تحت ظروف الجفاف واجهته صعاب كبيرة تمثلت فى انخفاض درجة التوريث، وكون تلك الصفة غالبًا كمية يتحكم فيها عديد من الجينات يوجد بينها تفوق، وتفاعلات بين التراكيب الوراثية والبيئة. ويفسر ذلك البطء الملاحظ فى التقدم نحو تحسين تحمل الجفاف فى النباتات (Cattivelli وآخرون ٢٠٠٧).

ومن أبرز تحديات التربية لتحمل الجفاف فى النباتات أن أهم مصادر الصفة تقتصر – غالبًا – على الأنواع البرية. وإذا ما أخذنا الطماطم كمثال .. نجد – تبعًا لمركز الثروة الوراثية للطماطم Tomato Genetics Resource Center (اختصارًا: TGRC) فى ديفز –

كاليفورنيا — أن مصادر تحمل الجفاف تتوفر فى بعض السلالات البرية من كل من الأنواع التالية:

S. chilense	*S. cheesmanii*
S. lycopersicum var. *cerasiforme*	*S. lycopersicum*
S. peruvianum	*S. pennellii*
	S. pimpinellifolium

هذا ويستوطن النوعان *S. chilense*، و *S. pennellii* المناطق الجافة وشبه الجافة من أمريكا الجنوبية. وينتج كلا النوعين ثمارًا صغيرة خضراء، ونموها غير محدود.

يتأقلم S. *chilense* على المناطق الصحراوية من شمال شيلى، ويوجد غالبًا فى مناطق لا توجد فيها أى نموات نباتية أخرى. لنباتات هذا النوع أوراقًا شديدة التفصيص ومجموعًا جذريًا جيد التكوين، ويتميز جذرها الأولى بأنه أكثر طولاً وأكثر انتشارًا عن جذر الطماطم المزروعة ويستدل من اختبارات شدّ الجفاف أن *S. chilense* أكثر تحملاً للذبول بمقدار خمسة أضعاف مقارنة بالطماطم.

أما *S. pennellii* فيتميز بقدرته على زيادة كفاءة استخدامه للمياه فى ظروف الجفاف مقارنة بالطماطم، وأوراقه سميكة، ومستديرة، وشمعية، ولها القدرة على الاستفادة من الندى (de la Pena & Hughes ٢٠٠٧).

التقدم فى التربية لتحمل الجفاف

الطماطم

وجدت المقاومة للجفاف فى المصادر التالية من الجنس *Lycopersicon*:

١- النوع البرى *L. pennellii*:

ينمو هذا النوع — بريًا — فى مناطق شديدة الجفاف فى غربى بيرو، تنعدم فيها الأمطار تقريبًا — بينما تحصل النباتات على معظم احتياجاتها من الرطوبة مما يتكثف على سطح أوراقها من ندى .. علمًا بأن الضباب يكون كثيفًا فى تلك المناطق. وتتميز

النموات الخضرية لهذا النوع باحتياجاتها القليلة من الرطوبة، وقدرتها على الاحتفاظ بالماء فى أنسجتها؛ أما نموها الجذرى .. فهو ضعيف.

٢- إحدى سلالات النوع *L. peruvinum* التى وجدت نامية فى وسط الصحراء بأمريكا الجنوبية.

٣- إحدى سلالات النوع *L. chilense* التى تتميز بمجموعها الجذرى الكثيف المتعمق فى التربة (عن Rick ١٩٧٧).

درس Taylor وآخرون (١٩٨٢) إنبات البذور والنمو الأولى للبادرات — تحت ظروف الجفاف مع الحرارة المرتفعة، أو المعتدلة — فى كل من الطماطم والسلالات المقاومة للجفاف من النوعين البريين *L. chilense*، و *L. pennellii*، ووجدوا — على غير المتوقع — أن الأنواع البرية كانت أكثر حساسية للجفاف من الطماطم فى حرارة ٢٥°م، بينما تساوت مع الطماطم فى الإنبات والنمو الأولى للبادرات — تحت ظروف الجفاف — عندما كانت درجة الحرارة ٣٠ أو ٣٥°م.

ويستدل من الدراسات الوراثية على أن المقاومة للجفاف فى النوع *L. pennellii* صفة كمية يتحكم فيها عديد من العوامل الوراثية (عن Stevens ١٩٨٠). وقد لقح هذا النوع مع الطماطم، وأمكن المحافظة على صفة قدرة الأوراق على الاحتفاظ بالماء فى أنسجتها بعد عدة تلقيحات رجعية؛ مما يعنى إمكان الاستفادة من هذه الخاصية فى خفض الاحتياجات المائية للطماطم (عن Rick ١٩٨٠).

وقد أظهرت السلالة PE-47 من النوع البرى *L. pennellii* قدرة عالية على تحمل الجفاف عن صنف الطماطم P-73، وارتبطت تلك الخاصية بكفاءة أكبر فى التحكم فى الثغور فى السلالة البرية؛ أدت إلى تقليص النقص المائى بالأوراق وغياب أى تغيرات مورفولوجية تحت ظروف الشدّ المائى مقارنة بما حدث فى الطماطم (Torrecillas وآخرون ١٩٩٥).

ويُعد النوع البرى *L. chilense* أكثر أنواع الطماطم تحملاً للجفاف، وقد تبين أن تلك

الخاصية ترتبط فى السلالة LA2747 من هذا النوع بإنتاج إنزيم الشيتينيز chitinase بواسطة جين يُنشَط فعله فى ظروف الجفاف وبتأثير حامض الأبسيسك. ويزداد إنتاج هذا الإنزيم فى الأوراق عنه فى الجذور (Yu وآخرون ١٩٩٨).

هذا .. ويتجه بعض الباحثين إلى الاهتمام بالنمو الجذرى على أساس أنه يمكّن النبات من الاستفادة من الرطوبة التى توجد فى قطاع أكبر من التربة. وذُكرت — فى هذا المجال — طفرة الجذر القطنى Cottony root التى اكتشفت أثناء تقييم عدد من سلالات الطماطم للكفاءة العالية فى امتصاص عنصر الفوسفور. وقد وجدت هذه الطفرة فى السلالة P.I.121665، وتميزت باحتوائها على عدد كبير جدًّا من الشعيرات الجذرية، فضلاً على كفاءتها العالية فى امتصاص عنصر الفوسفور. وقد وجد Hochmuth وآخرون (١٩٨٥) أن هذه الصفة يتحكم فيها جين واحد متنح أعطى الرمز crt.

ويذكر Zobel (١٩٨٦) عدة طفرات تتحكم فى النمو الجذرى لنبات الطماطم، منها ما يلى:

١- الطفرة المتنحية dgt، وهى غير قادرة على إنتاج جذور جانبية.

٢- الطفرة المتنحية ro، وهى غير قادرة على إنتاج جذور عرضية.

وقد وجد أن النبات الأصيل المتنحى فى الطفرتين (dgt dgt ro ro) — وهو يفترض أن يكون خاليًا من أية جذور غير الجذر الأولى — ينمو به عدد يصل إلى ١٢ جذرًا من السويقة الجنينية السفلى والجزء العلوى من الجذر الأولى. كما أن المجموع الجذرى للنبات dgt dgt يكون طبيعيًّا إذا طعم عليه نبات — Dgt.

٣- الطفرة المتنحية brt (نسبة إلى bushy root)، التى يظهر بها عدد كبير من الجذور من الجزء القاعدى للسويقة الجنينية السفلى ومن الجذر الرئيسى؛ أما نموها الخضرى فهو صغير وضعيف. وقد وجد أن هذا الشكل المظهرى يتكون نتيجة لتراكم النشا فى قاعدة الساق والجذر. وقد تبين أن تطعيم الطفرة brt brt على أصل طبيعى

يجعل النمو الخضرى للطعم طبيعيًّا، بينما يؤدى تطعيم النبات الطبيعى على الطفرة إلى جعل النمو الخضرى للطعم طفريًّا.

٤- طفرة الجذر المتقزم dwarf root التى تجعل النمو الجذرى متقزمًا، دون أن يكون لها أى تأثير فى النمو الخضرى. ويمكن أن تفيد هذه الطفرة فى حالة الرى بالتنقيط، وعند الزراعة بنظام تقنية الغشاء المغذى Nutrient Film Technique.

البطاطس

تعد البطاطس من المحاصيل الحساسة للجفاف؛ بسبب عدم تعمق نموها الجذرى. وقد دُرست المقاومة للجذب من التربة لنباتات ٢٥٠ تركيبًا وراثيًّا من البطاطس، وذلك بعد ٤٥ يومًا من الزراعة، وكذلك كمية المحصول عند الحصاد، وعلاقة المقاومة للجذب بالمحصول تحت ظروف شدِّ الجفاف. ولقد وجدت اختلافات جوهرية بين قوة الجذب وكل من طول الجذور، والوزن الجاف لكل من الجذور التى تم جذبها وتلك التى تبقت فى التربة، وارتفاع النبات، وعدد السيقان، وكذلك — فى حالة ٧ تراكيب وراثية — مع وزن الدرنات والدرينات وأعدادها. تراوح التباين فى مقاومة الجذب بين التراكيب الوراثية من صفر إلى ٣٧ كجم/نبات. وكانت مقاومة الجفاف (كقدرة عالية على إنتاج محصول الدرنات وقوة جذب تحت ظروف شدِّ الجفاف فى السلالتين Huinkul، و MS-35-22.R) متفوقة على تلك الخاصة بسلالة الكنترول LT-7 العالية المحصول، بينما تأكد وجود مستوى متوسط من مقاومة الجفاف فى السلالات BR63.15، و Cruz 27، و Haille، و MEX-21. ووجد ارتباط جوهرى (r = ٠,٥٦٩) بين محصول الدرنات وقوة الجذب فى ظروف الجفاف المعتدل؛ بما يعنى أن قوة الجذب يمكن استخدامها فى المساعدة على انتخاب التراكيب الوراثية العالية المحصول والمقاومة للجفاف (Ekanayake & Midmore ١٩٩٢).

كما وجد أن سلالتا البطاطس 95C، و 125B كانتا الأكثر تحملاً للجفاف من بين ٦ تراكيب وراثية تمت دراستها، كما تبين أن صفتا فلورة كلوروفيل أ، وحرارة النمو

الخضرى يمكن الاعتماد عليهما فى الانتخاب لتحمل الجفاف فى البطاطس (Ranalli وآخرون ١٩٩٧).

كذلك وجد أن أصناف البطاطس Savalan، و Caesar، و Kennebec كانت الأعلى محصولاً كليًّا ومحصولاً صالحًا للتسويق، والأكثر كفاءة فى استعمال المياه والأعلى فى دلائل تحمل الشدِّ تحت ظروف شدِّ الجفاف المعتدل والشدِّ الشديد عن أربعة غيرها من أصناف البطاطس (Hassanpanah ٢٠١٠).

ويُستدل من الدراسات التى أجريت على استجابات البطاطس للجفاف أن الضرر الذى يقع على جودة الدرنات جراء نقص الرطوبة الأرضية يكون مرده إلى تكون العناصر النشطة فى الأكسدة ROS، وهى التى تحد الإنزيمات المضادة للأكسدة من نشاطها. وفى البطاطس يزداد تحت ظروف الجفاف نشاط إنزيمات الـ peroxidase، والـ superoxide dismutase، والـ catalase التى تحمى النباتات من شدِّ الأكسدة (Boguszewska وآخرون ٢٠١٠).

البطاطا

وجد فى دراسة على ١٦ صنفًا وسلالة من البطاطا أن درجة فلورة الكلوروفيل فى كل من الأوراق المفصولة عن النبات والمتصلة به يمكن اتخاذها كأساس للاختلافات الوراثية فى الاستجابة لشدِّ الجفاف (Newell وآخرون ١٩٩٤).

اللوبيا

تُعد اللوبيا شديدة الحساسية للجفاف خلال مرحلتى عقد القرون وامتلائها. وتفيد صفة تأخر شيخوخة الأوراق delayed-leaf-senescence التى اكتشفت فى اللوبيا فى إكساب النباتات بعض المقاومة للجفاف فى مرحلة إنتاج القرون فى الأصناف القائمة، حيث تسمح تلك الصفة للنباتات باستعادة نموها بعد تعرضها لظروف الجفاف؛ لتنتج عددًا آخر كبيرًا من القرون مما يجعل النباتات تعوض ما

فقد منها فى الدفعة الأولى. ويبدو من الدراسات الوراثية أن صفة تأخر شيخوخة الأوراق يتحكم فيها جين واحد، كما يبدو أن هذا الجين يُسهم – كذلك – فى مقاومة النباتات للموت المبكر الذى قد تسببه الإصابة بالفطر *Fusarium solani* f. sp. *phaseoli* – طراز A (Hall ٢٠٠٤).

ويعتمد الانتخاب لتحمل الجفاف فى اللوبيا – أساسًا – على الصفات التالية:

١– فلورة الكلوروفيل.

٢– توصيل الثغور.

٣– محتوى حامض الأبسيسك.

٤– محتوى البرولين الحر.

٥– التأخير فى شيخوخة الأوراق (Agbicodo وآخرون ٢٠٠٩).

ويرتبط تحمل الجفاف فى مرحلة البادرة فى اللوبيا بتحمل الجفاف فى مراحل النمو الأخرى. ولذا .. يكون من المفضل إجراء التقييم فى مرحلة البادرة. ولقد أمكن التمييز – بوضوح – بين أصناف اللوبيا المتحملة للجفاف Dan Ila، و IT96D-602، و TVu 11986، والصنف الحساس TVu 7778، وذلك بزراعتها فى صناديق خشبية وريها بانتظام لحين بزوغ الورقة الثلاثية الأولى، ثم وقف ريها تمامًا لمدة ٤ أسابيع؛ حيث ماتت جميع نباتات الصنف الحساس خلال فترة وقف الرى، بينما استمرت أعداد متباينة من نباتات الأصناف المتحملة فى البقاء، وعاودت نموها فى خلال أسبوعين من معاودة الرى.

ويبدو أن تحمل الجفاف فى اللوبيا يرتبط بمدى تعمق المجموع الجذرى، وقد تبين ذلك من ظهور علاقة بين مستوى تحمل الجفاف ومدى تعمق المجموع الجذرى فى ثلاث مجموعات من أصناف وسلالات اللوبيا شملت: CB5، و Grant (حساسة وسطحية الجذور)، و PI293579 (متوسطة التحمل ومتوسطة فى تعمق الجذور)، و 8006، و PI 302457 (متحملة ومتعمقة الجذور).

وقد أعطى Agbicodo وآخرون (٢٠٠٩) قائمة بتفاصيل ١٦ جينًا لتحمل الجفاف أمكن التعرف عليها فى ١٩ سلالة من اللوبيا، وبينوا وظائف كل جين منها.

وقد انتخب فى منطقة الساحل بإفريقيا سلالات من اللوبيا مقاومة للجفاف بانتخاب النباتات التى تزهر مبكرًا وتنتج أزهارها متزامنة فى وقت متقارب. كانت السلالات المنتخبة ذات نمو قائم (ليست مفترشة) وتعطى براعمها الزهرية الأولى على عقد منخفضة من الساق الرئيسية وفروعها. وقد أعطيت سلالتين منها الإسمين Ein El Gazal، و Melakh اللذان يتميزان بنموهما القائم وبدأ إزهارهما بعد نحو ٣٠-٣٥ يومًا من الزراعة، والوصول إلى مرحلة نضج القرون فى خلال ٥٥-٦٤ يومًا من الزراعة. وللحصول على محصول منهما يجب أن تكون زراعتهما كثيفة على مسافة ٥٠ سم بين الخطوط، و ٢٥ سم بين البذور فى الخط.

كذلك انتخبت سلالة أخرى أعطيت الاسم Mouride تميزت ببدء إزهارها متأخرة قليلاً عن الصنفين الآخرين، وبنموها المفترش قليلاً، وبإنتاجها للأزهار بالتتابع، ولكن فى حدود دورة متوسطة الطول، مقارنة بالأصناف العادية. يبدأ هذا الصنف فى إنتاج أزهاره بعد ٣٨ يومًا، ويصل إلى مرحلة النضج بعد ٧٥ يومًا من الزراعة. وتتعين زراعة بذور هذا الصنف على مسافة ٥٠ سم فى خطوط بعرض ٥٠ سم.

تتميز الأصناف الثلاثة بمقاومة النمو الخضرى العالية للجفاف.

كان الصنف California Blackeye No. 5 (اختصارًا: CB5) أحد آباء الصنف Ein El Ghazal. ولقد أظهر الصنف CB5 — فى كاليفورنيا — قدرة على بقاء نمواته الخضرية فى ظروف جفاف تقتل معظم الأنواع المحصولية الحولية الأخرى، وقدرة على استعادة النمو بعد رية، وإنتاج محصول من البذور بلغ ٤ طن للهكتار (حوالى ١,٧ طن للفدان)، وذلك محصول عالٍ.

وإلى جانب القدرة على تحمل الجفاف، فإن صنفين منها يتميزان — كذلك — بالمقاومة لبعض مسببات الأمراض والآفات، كما يلى:

١- تتوفر بالصنفين Mouride، و Melakh مقاومة للبكتيريا التى تُحمل على البذور *Xanthomonas campestris* pv. *ignicola* مسببة مرض اللفحة البكتيرية، ولفيرس موزايك اللوبيا cowpea mosaic virus الذى ينقله المنّ.

٢- تتوفر بالصنف Mouride مقاومة لسوسة اللوبيا *Callosobruchus maculatus*، وللنبات الزهرى المتطفل *Striga gesnerioides* الذى يعرف باسم استريجا.

٣- تتوفر بالصنف Melakh مقاومة لمن اللوبيا *Aphis craccivora* ولتربس الأزهار *Megalurothrips sjostedi* (Hall ٢٠٠٤).

الفاصوليا

أوصى عند انتخاب الفاصوليا لتحمل الجفاف البدء بانتخاب أعلى السلالات محصولاً، ثم الانتخاب من بين تلك السلالات أقلها تأثرًا بشدِّ الجفاف حسب دليل الحساسية المستخدم، علمًا بأن أكثر الصفات تأثرًا بحالة الشدِّ والتى ظهرت فيها تباينات الأصناف كانت عدد القرون وعدد البذور، بينما لم يتأثر حجم البذرة بحالة الشدِّ (Ramirez-Vallejo & Kelly ١٩٩٨).

وقد أظهرت سلالة الفاصوليا BAT477 قدرة متوسطة على تحمل شدِّ الجفاف، ورُبطت تلك القدرة بقدرتها على النمو الجذرى الكبير فى ظروف نقص الرطوبة الأرضية. كان ذلك فى سبعينيات القرن الماضى، وأعقب ذلك فى الثمانينيات اكتشاف مصادر أخرى لتحمل الجفاف، مما حدى بالباحثين فى التسعينيات إلى محاولة الجمع بينها لإنتاج أصناف أكثر قدرة على تحمل الجفاف من خلال آليات مختلفة (مثل تحرك الغذاء المجهز من الأوراق والسيقان إلى البذور النامية).

وعندما تكون خصوبة التربة محدودة، فإن التعبير عن تحمل الجفاف يتطلب — كذلك — أن تمتلك النباتات القدرة على تحمل خصوبة التربة المنخفضة، وذلك من خلال نموها المبكر القوى، ونموها الجذرى الجيد؛ بما يعنى الحاجة إلى تحمل مجموعة من العوامل البيئية غير المناسبة. ومما يساعد فى هذا الأمر — كذلك — القدرة الجيدة

للنباتات على سرعة نقل الغذاء المجهز إلى البذور النامية، والذى يبدو أن الجذور تلعب فيه – أيضًا – دورًا رئيسيًّا (Ishitani وآخرون ٢٠٠٤).

البسلة

تزداد كفاءة استخدام المياه فى صنف البسلة Solara (وهو خيطى الأوراق semi-leafless) عما فى الصنف العادى الأوراق Frilene، ويرتبط تحمل الجفاف خلال الفترة ما بين الإزهار وبداية امتلاء البذور إيجابيًّا بكفاءة استخدام المياه (Baigorri وآخرون ١٩٩٩).

البطيخ

تم تقييم ٨٢٠ مدخل نباتى PI من جنس *Citrullus* (من مجموعة وزارة الزراعة الأمريكية)، و ٢٤٦ سلالة من البطيخ لتحمل ظروف الجفاف الشديد فى مرحلة البادرة تحت ظروف الصوبة، ووجدت اختلافات جوهرية بين مجموعة الـ *Citrullus* فى تحمل الجفاف. وكانت أكثرها تحملاً ١٣ مدخلاً (PI) من *Citrullus lanatus* var. *lanatus*، و ١٢ من *C. lanatus* var. *citroides* كانت جميعها أفريقية المنشأ. هذه المدخلات يمكن استخدامها إما كأصول للتطعيم عليها، وإما كمصدر لتحمل الجفاف فى برامج تربية تجرى لهذا الغرض (Zhang وآخرون ٢٠١١).

الذرة

دُرست ٢٠ صفة مورفولوجية فى ٢٠١ سلالة مرباة داخليًّا من الذرة تحت ظروف شدً الجفاف للتعرف على تلك التى يمكن الاعتماد عليها كدلائل لتحمل الجفاف عند الانتخاب، ووجد أن أوثقها صلة بتحمل الجفاف كانت صفات محصول الحبوب، وعدد الكيزان/نبات، وعدد الحبوب/كوز، وطول النبات، ومدة تفتح الأزهار وظهور المياسم، ودرجة التفاف الأوراق. كانت هذه الصفات الست – مجتمعة – مرتبطة بدرجة عالية بمحصول الحبوب تحت كل من ظروف الرى العادى وظروف الجفاف (Hao وآخرون ٢٠١١).

الهندسة الوراثية لتحمل الجفاف

نظرًا لكثرة آليات تحمل النباتات لشدّ الجفاف، فإن عمليات التحول الوراثى بجين واحد من جينات تحمل الجفاف لا يُسهم كثيرًا فى زيادة تحمل الأنواع الحساسة، ويعتقد بأن الأمر يتطلب إجراء التحول الوراثى بعدة جينات (Bohnert & Jensen ١٩٩٦). هذا إلاّ أنه تعرف حالات عديدة لا تؤيد هذا الاعتقاد.

فمثلاً .. أدى تحويل البطاطس وراثيًّا بجين الخميرة trehalose-6-phosphate synthase (اختصارًا: TPS1)، وهو الذى يعمل على تمثيل التريهالوز trehalose — وهو حامٍ أسموزى osmoprotectant — إلى تحسُّن فى تحملها للجفاف (Dalal وآخرون ٢٠٠٦).

من المعروف أن عديدًا من النباتات تستجيب لظروف الجفاف بتمثيل مجموعة من مشتقات السكر يطلق عليها اسم بوليولات polyols (مثل المانيتول mannitol، والسوربيتول ... إلخ)؛ ولذا .. يعتقد بأن النباتات ذات المحتوى العالى من البوليولات قد تكون أكثر تحملاً لظروف الشدّ البيئى. وباستعمال جين بكتيرى يشفر لإنزيم قادر على تمثيل المانيتول أمكن هندسة نباتات وراثيًّا يتراكم فيها المانيتول إلى مستويات عالية نسبيًّا (حوالى ٣٠–٤٠ جم من المانيتول لكل كيلوجرام من النبات). وقد أظهرت تلك النباتات قدرة أكبر على تحمل ظروف الجفاف عن نظيراتها التى لم تحول وراثيًّا (عن Chrispeels & Sadava ٢٠٠٣).

ويعطى جدول (٨–٢) قائمة بجينات وجد أنها تؤثر فى تحمل الجفاف فى دراسات التحول الوراثى فى النباتات.

جدول (٨–٢): جينات وجد أنها تؤثر فى تحمل الجفاف فى دراسات التحول الوراثى النباتات (عن **Cattivelli** وآخرين ٢٠٠٧).

الجين	وظيفة الجين	آلية فعل الجين
DREBs/CBFs: *ABF3*	Stress induced transcription factors	تحفيز تعبير الجينات ذات العلاقة بتحمل شدّ الجفاف والبرودة والملوحة

تابع جدول (٨-٢).

الجين	وظيفة الجين	آلية فعل الجين
SNACl	Stress induced transcription factor	خفض الفقد المائي وزيادة حساسية الثغور لحامض الأبسيسك
OsCDPK7	Stress induced Ca-dependent protein kinase	تحفيز تعبير الجينات التي تستجيب للشدّ
ERA1	Negative-regulator of ABA sensing	تحفيز الاستجابة لحامض الأبسيسك وتحمل الجفاف بخفض توصيل الثغور
Mn-SOD	Mn-superoxide dismutase	تحسين تحمل الشدّ
AVP1	Vacuolar H^+-pyrophosphatase	تسهيل تدفق الأوكسين مما يؤدى إلى زيادة نمو الجذور
HVA1: OsLEA3	Stress induced LEA proteins	زيادة تراكم الـ LEA يزيد من تحمل الجفاف
ERECTA	A putative leucine-rich repeat receptor-lkie kinase is a major contributor to a locus for Δ on *Arabidopsis* chromosome 2	يعمل الجين كمنظم لكفاءة النتح بتأثيرات على كثافة الثغور وتمدد خلايا البشرة وازدياد خلايا النسيج الوسطى فى الحجم وتلامس الخلايا
otsA and otsB	*Escherichia coli* trehalose biosynthetic genes	ترتبط زيادة التريهالوز بزيادة الكربوهيدرات الذائبة وتحسين معدل البناء الضوئى وزيادة تحمل أضرار التاكسد الضوئى
P5CS	δ-Pyrroline-5-carboxylate synthetase	زيادة تراكم البرولين تؤدى إلى زيادة تحمل الشد الأسموزى
mtlD	Mannitol-1-phosphate dehydrogenase	زيادة تراكم المانيتول تؤدى إلى زيادة تحمل الشد الأسموزى
GF14λ	14-3-3 protein	تبقى الأوراق خضراء مع تحسن تحمل الشد المائى وزيادة معدل البناء الضوئى تحت ظروف الشد المائى
NADP-Me	NADP-malic enzyme	خفض توصيل الثغور وتحسين كفاءة استخدام المياه

الفصل التاسع

تحمل زيادة الرطوبة الأرضية (غدق التربة)

تتراوح تقديرات مساحات الأراضي التي تتعرض للغدق بنحو ١٢٪-١٦٪ على مستوى العالم، لكن يصعب تقدير تلك المساحات على وجه الدقة لأن حالات الغدق لا تستمر — غالبًا — إلا لفترات محدودة من العام (Jackson ٢٠١١).

يُعد غدق التربة حالة شدٍّ مركبة لأنها تسبب أضرارًا فيزيائية للنباتات وتزيد من فرصة إصابتها بالأمراض، وإذا غطى الماء النموات الخضرية فإنه يحجب عنها الضوء، فضلاً عن معاناة النباتات في ظروف الغدق من نقص الأكسجين (حالة الـ hypoxia) أو انعدامه (حالة الـ anoxia)؛ مما يؤدي إلى خفض التنفس الهوائي أو منعه تمامًا.

أضرار زيادة الرطوبة الأرضية

يؤدي غدق التربة (تشبعها بالرطوبة لفترات طويلة) إلى نقص النمو النباتي الجذري والقمي، ونقص إنتاج المادة الجافة، وضعف المحصول. ويرجع ذلك إلى سرعة نفاذ الأوكسجين الموجود في التربة (سواء منه المحتجز ضمن الهواء في المسافات الضيقة بين حبيبات التربة أو الذائب في الماء)؛ بسبب تنفس جذور النباتات وكائنات التربة الدقيقة.

ونظرًا لصعوبة انتشار أوكسجين الهواء الجوي في الأراضي الغدقة؛ لذا .. فإن تجديد أوكسجين التربة — في هذه الظروف — لا يتم بالكفاءة اللازمة. ويترتب على ذلك إجبار الجذور على أن تتحول من التنفس الهوائي إلى التنفس اللاهوائي؛ الأمر الذي يؤدي إلى اختلال النشاط الأيضي، ونقص إنتاج الـ ATP، مع تراكم نواتج التنفس اللاهوائي السامة، وسرعة استهلاك المركبات العضوية.

ويؤدي نقص الطاقة الميسرة للجذور إلى نقص امتصاص الماء والعناصر الغذائية وانتقالها

فى النبات. كما يؤثر اختلال النشاط الأيضى فى الجذور – سلبيًا – على التوازن الهرمونى فى النمو القمى، وعلى تمثيل الجبريللينات والسيتوكينينات وانتقالها فى الجذور. كذلك يزيد تركيز الأوكسين فى سيقان النباتات؛ نتيجة لعدم انتقاله إلى الجذور، أو بسبب تثبيط نشاط إنزيم IAA-oxidase فى السيقان.

ولعل من أبرز التغيرات الهرمونية – التى تحدث فى النباتات تحت ظروف الغدق – الزيادة الكبيرة فى تركيز الإثيلين. وقد تبين أن تركيز مركب 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (يكتب اختصارًا: ACC) يزيد فى الطماطم تحت ظروف الغدق، وهو الذى يتحول فى النباتات إلى إثيلين، بينما يقل أو يثبط تحوله إلى إثيلين فى الظروف الهوائية. لذا .. يعتقد أنه يتراكم فى الجذور تحت ظروف الغدق، ثم ينتقل إلى النموات الخضرية (التى يتوفر لها الأوكسجين)، ليتحول فيها إلى إثيلين. ويعد الإثيلين هو المسئول عن اتجاه أعناق الأوراق إلى أسفل Epinasty تحت ظروف الغدق.

كذلك يؤدى التنفس اللاهوائى إلى زيادة تركيز بعض العناصر – مثل الحديد والمنجنيز – إلى مستويات سامة (بسبب خفض التنفس اللاهوائى لـ pH التربة)، وتراكم بعض الأحماض العضوية (مثل حامض الخليك، والبروبيونيك، والبيوتيرك)، والمركبات الفينولية (مثل الـ para-hydroxybenzoic، والـ para-cumaric)، والغازات (مثل ثانى أكسيد الكربون، والإثيلين، والميثان، وكبريتيد الأيدروجين) إلى مستويات ضارة بالنمو النباتى.

ويؤدى التنفس اللاهوائى إلى عدم توفر الطاقة اللازمة لاستمرار بقاء الأغشية الخلوية بصورة طبيعية؛ الأمر الذى يفقدها بعض خصائصها الهامة للنبات.

وتنشط فى الأراضى الغدقة عمليات تحول الآزوت العضوى (الموجود فى المادة العضوية والذى يعتمد عليه النبات كمصدر للنيتروجين) إلى الصورة الغازية، فيما يعرف بالـ denitrification، كما تغسل وتفقد النترات من التربة بسبب كثرة محتواها الرطوبى؛ ويترتب على ذلك افتقار النباتات إلى النيتروجين وظهور أعراض نقصه (عن Krizek ١٩٧٩).

الآثار السلبية لغدق التربة على أشجار الفاكهة الاستوائية وتحت الاستوائية

نجد فى الأراضى الجيرية التى يرتفع فيها رقم الـ pH أن غدق التربة لفترة قصيرة يكون فى حقيقة الأمر مفيدًا لأشجار الفاكهة الاستوائية وتحت الاستوائية النامية فيها، حيث يؤدى إلى زيادة ذوبان عناصر مثل الحديد والمنجنيز والمغنيسيوم؛ بسبب ما يحدثه الغدق من نقص فى الـ pH، ومن تحول الحديد من صورة الحديديك غير الميسرة إلى صورة الحديدوز الذائبة. ومن أول الاستجابات الفسيولوجية لحالة الغدق حدوث نقص فى توصيل الثغور وفى معدل البناء الضوئى. ومع زيادة فترة الغدق يختفى الأكسجين (حالة الـ anoxia) فى التربة؛ مما يؤدى إلى ضعف النمو الجذرى والخضرى، والذبول، وضعف امتصاص العناصر، وموت النباتات فى نهاية الأمر. لكن فترة الغدق التى يلزم مرورها لحين موت الأشجار تختلف باختلاف النوع النباتى، والصنف، والعوامل الجوية، خاصة درجة الحرارة.

وتمتلك عديد من أشجار الفاكهة الاستوائية وشبه الاستوائية قدرات مورفولوجية على التأقلم لفترات الغدق الطويلة، منها: تكوين عديسات متضخمة بالساق، وجذور عرضية، ونسيج مسامى من البرانشيمات الهوائية. أما الأشجار المطعومة فإن تحمل الغدق فيها يرجع إلى الأصل وليس الطعم، ويمكن بالاختيار المناسب للأصل أو بتربية أصول مقاومة للغدق زيادة قدرة الأشجار المطعومة على البقاء فى الأراضى الغدقة (Schaffer وآخرون ٢٠٠٦).

خصائص النباتات التى تتحمل النمو فى الأراضى الغدقة

من أهم الخصائص التى تتميز بها النباتات التى يمكنها النمو فى ظروف نقص الأوكسجين فى الأراضى الغدقة ما يلى:

١- زيادة المسافات البينية فى نسيج القشرة، لتكون بمثابة قنوات بامتداد الجذور؛ تسمح بمرور الغازات بينها وبين النموات الخضرية للنبات. وتعرف الخلايا البرانشيمية

التى توجد فى المسارات الهوائية باسم البرانشيمات الهوائية Aerenchyma. تظهر تلك المسافات الهوائية — بوضوح — فى الأرز، والسراخس، وعديد من النباتات المائية، كما تظهر فى النباتات التى تتحمل الغدق من القمح، والشعير، والذرة، ودوار الشمس، والطماطم. وفى كثير من الحالات .. توفر هذه القنوات الهوائية كل احتياجات الجذور من الأكسجين، بالإضافة إلى بعض احتياجات الكائنات الدقيقة — التى تعيش حول الجذور — من الغاز.

ويعتقد أن نسيج الـ Aeremchyma (الخلايا البرانشيمية المحيطة بالمسارات والفراغات الهوائية الكبيرة فى القشرة) يتكون عند انهيار بعض خلايا القشرة؛ بسبب عدم كفاية الطاقة التى تصل إليها تحت ظروف التنفس اللاهوائى. كما اقترح أن الإثيلين — الذى يتراكم فى الظروف اللاهوائية — يؤدى إلى زيادة نشاط إنزيم السليوليز Cellulase؛ الذى يؤدى — بدوره — إلى تفكك الخلايا عن بعضها وظهور الفجوات الهوائية.

٢- تكوين جذور عرضية قريبة من سطح التربة؛ حيث يقل النقص فى الأكسجين، أو يكون تعويض النقص الذى يحدث فى الغاز سريعًا. يحدث ذلك فى عديد من النباتات؛ منها الطماطم ودوار الشمس.

٣- سيادة المجموع الجذرى السطحى مقارنة بالمجموع الجذرى المتعمق فى التربة.

٤- وجود عوائق أمام الفقد المحيطى للأكسجين من خلايا الجذر البرانشيمية؛ ذلك لأنه تحت ظروف الغدق ينتقل الأكسجين من قاعدة الساق إلى القمة النامية للجذر خلال خلايا الجذر البرانشيمية، إلا أن جزءًا كبيرًا من هذا الأكسجين يفقد — غالبًا — من محيط الجذر قبل وصوله إلى القمة النامية، ويؤدى وجود تلك العوائق إلى منع ظاهرة تسرب الأكسجين (Mano & Omori ٢٠٠٧).

٥- تحمل السموم (مثل الـ Fe^{2+} والـ H_2S) التى تتكون تحت ظروف نقص الأكسجين.

٦- اللجوء إلى بدائل لمسارات التحويلات الكيميائية الحيوية — الخاصة بالتنفس — يقل فيها إنتاج الكحول الإثيلى. ومن أمثلة هذه البدائل تكوين الأحماض العضوية؛ مثل الماليك، والشيكميك Shickimic.

٧- زيادة كفاءة النباتات – مقارنة بالنباتات الحساسة للأراضى الغدقة – فى الاستفادة من النترات كمستقبل للإليكترونات (بدلاً من الأكسجين) فى حالات الغياب الجزئى للأكسجين؛ حيث يلاحظ زيادة واضحة فى نشاط إنزيم nitrate reductase فى جذور وأوراق النباتات التى تتحمل الأراضى الغدقة خلال فترات تشبع التربة بالرطوبة.

٨- كذلك تزيد كفاءة النباتات التى تتحمل الأراضى الغدقة فى تمثيل الأحماض الأمينية تحت هذه الظروف؛ الأمر الذى يسمح بإعادة أكسدة الـ $NADH_2$ تحت ظروف غياب الأكسجين DH2 (عن Krizek ١٩٧٩)..

طرق واتجاهات التقييم لتحمل الغمر بالماء

قد يأخذ تقييم النباتات لشدِّ الغمر بالماء أحد ثلاثة اتجاهات كما يلى:

١- الغمر submergence/flooding: حيث تغمر النباتات كليًّا أو جزئيًّا فى الماء.

٢- الغدق: حيث تغمر الجذور فقط – وحتى سطح التربة – بالماء.

٣- غياب الأكسجين anoxia: حيث تغطى النباتات تمامًا بالماء ويمنع أى مصدر للأكسجين بإمرار فقاعات من غاز النيتروجين فى الماء.

ويعد إجراء التقييم تحت ظروف تشبع التربة بالماء لفترات طويلة هو الطريقة الوحيدة المؤكدة للتعرف على مدى تحمل النباتات لغدق التربة، إلاّ أن هذه الطريقة تتطلب كثيرًا من الوقت والجهد. ويعد البديل لذلك هو إما إجراء التقييم فى مزارع مائية تنقصها التهوية الجيدة للمحاليل المغذية، وإما بالاعتماد على تقدير أى من الخصائص التشريحية أو الفسيولوجية للنباتات التى تتحمل ظروف الغدق والتى سبقت مناقشتها.

وقد توافقت نتائج التقييم فى المزارع المائية مع نتائج التقييم الحقلى فى كل من الطماطم، والشعير، ولفت الزيت، ولكن نباتات البسلة كانت أكثر تحملاً لظروف الأكسجين – فى المزارع المائية – منها فى الحقول الغدقة.

الاختلافات الوراثية فى تحمل غدق التربة فى المحاصيل الزراعية

تختلف الأنواع المحصولية كثيرًا فى مدى تحملها لظروف غدق التربة، كما يلى:

محاصيل حساسة للغدق	محاصيل متوسطة التحمل	محاصيل تتحمل غدق التربة
الطماطم	البرقوق	دوار الشمس
الشعير		الذرة
الخوخ		التفاح
المشمش		الكمثرى

ولكن ما يهمنا فى هذا المقام هى الاختلافات الوراثية بين أصناف وسلالات النوع الواحد فى تحملها لظروف الغدق. فمثلاً .. وجد أن صنف القمح Pato يتحمل غدق التربة بدرجة أكبر من الصنف Inia، وكلاهما من الأصناف المكسيكية القصيرة العالية المحصول. ووجدت اختلافات مماثلة فى فول الصويا؛ حيث لم يتأثر المحصول فى الصنف Lee عندما غمرت التربة بالماء لمدة أسبوع واحد خلال مرحلة التهيئة للإزهار، ونقص محصوله بمقدار ٦٪، و ١٨٪ عندما استمر غمر التربة بالماء لمدة أسبوعين، أو ثلاثة أسابيع على التوالى، مقارنة بنقص قدره ٨٪- و ٣٨٪، و ٥٩٪ فى محصول الصنف الحساس Dorman عندما غمرت التربة بالماء — خلال نفس مرحلة النمو النباتى — لمدة أسبوع واحد، وأسبوعين، وثلاثة أسابيع على التوالى.

الأنواع البرية القريبة كمصادر لتحمل الغدق

من أمثلة ذلك ما يلى:

١- يُعد الشعير البرى *Hordeum marinum* على درجة فائقة من تحمل الغدق، مقارنة بالشعير المزروع.

٢- يعد الـ teosinte — أحد الأقارب البعيدة للذرة — والذى ينمو طبيعيًا فى مناطق كثيفة الأمطار بكل من المكسيك وجواتيمالا وهندوراس ونيكاراجوا — يُعد مصدرًا ممتازًا لتحمل غدق التربة. ينتمى الـ teosinte لعدد من تحت الأنواع من *Zea mays*، مثل *Z. mays* ssp.

mexicana، و *Z. mays* spp. *parviglumis*، و *Z. mays* ssp. *huehuetenangensis*، وكذلك الأنواع الأخرى *Z. diploperennis*، و *Z. perennis*، و *Z. luxurians*، و *Z. nicaraguensis*. ولقد أمكن التعرف على عديد من الـ OTLs ذات الصلة بتحمل الغدق فى تلك الطرز البرية (Mano & Omori ٢٠٠٧).

التقدم فى التربية لتحمل ظروف غدق التربة

تربية المحاصيل الحقلية

الأرز الطافى

يمكن للأرز أن يتحمل غدق التربة بسبب قدرة نمواته الخضرية — على نقل الأكسجين إلى الجذور، لكن الغمر الكامل للنموات الخضرية بالماء يمكن أن يسبب مشكلة حقيقية، ويحدث ذلك فى بعض المناطق الاستوائية التى تتعرض لأمطار غزيرة مثل شرق الهند وبنجلادش (Dennis وآخرون ٢٠٠٠).

ويزرع الأرز الطافى Floating Rice فى المناطق التى تغمر فيها الأمطار التربة بالماء لارتفاع ٢–٣ أمتار لمدة ٣–٤ شهور من كل عام. وتبلغ المساحة المزروعة به فى العالم أكثر من ٥ مليون هكتار سنويًّا. وفى بنجلادش .. يزرع صنف الأرز الطافى Rayada فى مناطق يصل فيها ارتفاع الماء إلى مسافة عدة أمتار؛ حيث يزيد طول النبات — تحت هذه الظروف — بمعدل ٣٠ سم يوميًّا.

ويجب أن تتوفر عدة صفات فى سلالات الأرز الطافى لكى تنجح زراعتها، كما يلى:

١– تزرع بذور هذه السلالات نثرًا فى الأرض المستديمة مباشرة، ولا تشتل؛ ولذا .. يتعين أن تكون قادرة على تحمل ظروف الجفاف فى المراحل الأولى لنموها.

٢– يحدث الفيضان بعد ذلك؛ نتيجة لتساقط الأمطار بغزارة شديدة إلى درجة أن النمو النباتى لا يمكنه مجاراة الارتفاع اليومى فى منسوب المياه؛ الأمر الذى يعنى بقاء النباتات مغمورة بالماء لعدة أيام؛ ولذا .. يتعين أن تكون النباتات قادرة على تحمل ظروف الغمر بالماء أيضًا.

٣- كما يحدث أن ينخفض منسوب المياه بسرعة عقب انحسار الفيضان؛ ولذا .. يجب أن تكون السيقان الطويلة قادرة على الانحناء؛ بحيث تبقى الأوراق الثلاث العلوية أعلى مستوى الماء؛ لتجنب تحلل الأوراق، وتغذية الأسماك على نورة النبات.

تعد جميع أصناف الأرز الطافى قليلة المحصول وحساسة للفترة الضوئية، ولكن أمكن إنتاج عددًا من السلالات غير الحساسة بالتربية.

هذا .. وتورث جميع الصفات التى تلزم لإنتاج أرز طافى غير حساس للفترة الضوئية مستقلة؛ مما يسهل كثيرًا من مهمة المربى (عن Frey ١٩٨١).

وقد أُنتج صنف الأرز Prachinburi2 فى تايلاند، وهو يتميز بالقدرة على الإنتاج مع الجودة فى ظروف الغمر بالماء، وهو — كسلالات أخرى مماثلة — لا تزداد فى الطول إلاّ مع زيادة منسوب الغمر بالماء. وقد أمكن فى تلقيح بين سلالة *indica* المتحملة للغمر فى الماء IR40931-26، وسلالة *japonica* الحساسة PI543851 التعرف على QTL رئيسية على كروموسوم ٩، أعطيت الرمز Sub1 نُسِبَ إليها ٧٠٪ من الاختلافات فى تحمل الغمر فى الماء. وأمكن بعد ذلك التعرف على ٤ QTLs أخرى على ٤ كروموسومات مختلفة، كما أمكن التعرف على ٣ QTLs للقدرة على الاستطالة تحت ظروف الغمر، كان أهمها QIne1 على كروموسوم ١ (Agarwal & Grover ٢٠٠٦).

ولقد بذلت جهودًا كثيرة لإنتاج نباتات أرز محولة وراثيًّا ومتحملة للغمر فى الماء (Minhas & Grover ١٩٩٩).

القمح

أُجريت دراسات على التربية لتحمل الغدق فى كل من قمح الشتاء والقمح الربيعى. وفى الأخير بدا أن صفة التحمل يتحكم فيها أربعة جينات ذات تأثير إضافى (عن Jackson ٢٠١١).

فول الصويا

أوضحت دراسة قيم فيها ٢١ صنفًا من فول الصويا من جنوب شرق آسيا لتحمل الغدق أن ثلاثة منها كانت متحملة، وهي: VND2، و Nam Vang، و ATF15-1 تحت ظروف الاختبارات فى كل من الحقل المكشوف والصوب السلكية (Van Toai وآخرون ٢٠١٠).

محاصيل الخضر

الطماطم

تتوفر القدرة على تحمل غدق التربة فى عدد من أصناف وسلالات الطماطم؛ منها: السلالة LA 1421 (Rebigan وآخرون ١٩٧٧)، والصنف VF 134؛ ففى تجربة أجريت فى نيوزيلندة — لتقييم بعض أصناف الطماطم — هطلت أمطار غزيرة بلغت ٥٧ سنتيمترًا فى يوم واحد، وأدت إلى القضاء على جميع الأصناف فيما عدا الصنف VF 134 (W.L. Sims اتصال شخصى).

وقد أجريت دراسة موسعة على التقييم لتحمل الرطوبة الأرضية العالية فى المعهد الآسيوى لبحوث وتطوير الخضر، قام بها Kuo وآخرون (١٩٨٢). تضمنت الدراسة ٤٦٣٠ صنفًا وسلالة من الجنس *Lycopersicon*. ووجد الباحثون أن ثمانى سلالات منها فقط — أى أقل من ٠,٢٪ من العدد الكلى — أظهرت قدرة على تحمل فترات قصيرة من الإغراق بالماء Flooding المصاحب بارتفاع فى درجة الحرارة، وكانت أفضل السلالات هى L-123. وبالرغم من ذلك .. فقد كانت هذه السلالة أكثر حساسية للغدق من سبعة أنواع أخرى من الخضر قورنت بها تحت نفس الظروف. وفى الولايات المتحدة .. وجدت المقاومة العالية للإغراق بالماء (لمدة خمسة أيام) فى سلالة الطماطم P.I.406966 (McNamara & Mitchell ١٩٨٩).

يؤدى تعرض نباتات الطماطم لظروف الغدق إلى ظهور سلسلة من الأعراض التى يمكن التنبؤ بها؛ وهى: انحناء أنصال الأوراق إلى أسفل Leaf epinasty، وانغلاق الثغور، وضعف النمو الخضرى فى خلال الـ ٢٤ ساعة الأولى. ثم تظهر أعراض الاصفرار

Chlorosis، وتسقط الأوراق الكبيرة بعد ٧٢–٩٦ ساعة من بداية التعرض للغدق. وتظهر الجذور العرضية على الأجزاء القاعدية من الساق — عادة — بعد ٢٤ ساعة أخرى. وتلعب القدرة على تكوين هذه الجذور العرضية دورًا كبيرًا فى القدرة على تحمل الغدق. ويتناسب مقدار النقص المشاهد فى الوزن الجاف للنبات، ومساحة الأوراق والمحصول — عكسيًا — مع قدرة النبات على تكوين الجذور العرضية.

وقد وجد Poysa وآخرون (١٩٨٧) أن هذه الجذور العرضية شكلت أكثر من ٥٠٪ من النمو الجذرى فى النباتات التى تعرضت لظروف الغدق بصورة مستمرة، بينما كان نموها محدودًا فى النباتات التى تعرضت لظروف الغدق بصورة متقطعة. وقد اقترح McNamara & Mitchell (١٩٨٩) أن المقاومة الغدق ربما يكون مردها إلى احتياج جذور السلالات المقاومة إلى كميات أقل من الأكسجين لتنفسها، وقدرتها على التخلص من المركبات السامة التى تتكون أثناء تعرضها للإغراق.

كما وجد أن صفة تحمل الغدق فى السلالة P.I.128644 من النوع البرى *Lycopersicon peruvianum* var. *dentatum* ترتبط بانخفاض حاجة الجذور للأكسجين اللازم للتنفس، وقدرة أكبر على جلب أو إزالة المواد السامة التى تتكون أثناء الغمر بالماء (McNamara & Mitchell ١٩٨٩).

وفى دراسة لاحقة (McNamara & Mitchell ١٩٩٠) .. وجد أن سلالة الطماطم المقاومة للإغراق P.I.406966 كونت جذورًا عرضية كثيرة خلال خمسة أيام من معاملة التعرض للإغراق مقارنة بالسلالة P.I.128644 من *L. peruvianum* var. *dentatum* غير المقاومة التى كونت جذورًا عرضية قليلة. كما ازدادت مسامية السويقة الجنينية السفلى فى السلالة المقاومة للإغراق بنسبة ٣٪–٦٪، و ٨٪ بعد ٣٦، و ٧٢ ساعة من التعرض للغدق على التوالى، بينما لم تتأثر المسامية فى السلالة غير المقاومة.

وعلى صعيد آخر .. وجد Kuo & Chen (١٩٨٠) تماثلاً كبيرًا بين تأثير كل من معاملة الإغراق بالماء Flooding، والمعاملة بالإثيفون عن طريق ماء الرى على نباتات

الطماطم فكلاهما أدى — فى عدد من الأصناف — إلى ضعف نمو الساق، واصفرار الأوراق وميلها لأسفل، ونمو الجذور الجانبية. وقد كانت أكثر السلالات تحملاً للإغراق — وهى L 123 — أقلها فى تراكم الحامض الأمينى برولين Proline بها تحت هذه الظروف. هذا .. علمًا بأن مستوى البرولين فى النبات يتحدد بمدى النقص فى مستوى الأكسجين فى التربة أثناء التعرض للغدق؛ فكلما ازداد النقص فى الأكسجين .. ازداد تراكم البرولين فى أنسجة النبات. وقد أدى ذلك إلى اعتقاد الباحثين أن مقاومة السلالة L 123 للغدق مردها — جزئيًّا — إلى قدرتها على نقل الأكسجين من النموات الهوائية إلى الجذور.

الفاصوليا

استخدم Nelson وآخرون (١٩٨٣) الطرق التالية لتقدير قدرة نباتات الفاصوليا على تحمل النمو فى الأراضى الغدقة التى تزيد فيها الرطوبة الأرضية لفترات طويلة.

١- تقدير معدل تنفس الجذور تحت ظروف الرطوبة العالية بطريقة Triphenyl Tetrazolium Chloride Reduction Method (اختصارًا: TTC)

٢- تقدير غير مباشر لمدى تلف الأغشية الخلوية لجدر الخلايا — حال تعرض الجذور للرطوبة العالية — بطريقة التوصيل الكهربائى Electrical Conductivity.

٣- تقدير مدى فقد النباتات للرطوبة بقياس الجهد المائى Water Potential بأنسجة الخشب فى الحزم الوعائية؛ بطريقة الـ Pressure Chamber (اختصارًا: PC).

٤- تقدير عينى يعتمد على المظهر الخارجى.

وقد أظهرت نتائج الدراسة توافقًا بين مختلف الطرق، لدى تطبيقها على ثلاثة تراكيب وراثية تختلف فى مدى قدرتها على تحمل النمو فى الأراضى الغدقة. وقد تطلبت طريقتا الـ TTC والتوصيل الكهربائى وقتًا طويلاً لإجرائهما، وأعطت أكثر النتائج تباينًا، بينما كانت نتائج اختبار الـ PC مرتبطة بشدة (r = ٠,٨٥) بالتقدير العينى. وكانت أكثر السلالات قدرة على تحمل الرطوبة العالية — فى الدراسة — هى PO 74.

الخيار

درست وراثة صفات تحمل الغدق فى ١١٢ سلالة جيل ثالث لتلقيح بين سلالة الخيار المتحملة PW0832 وغير المتحملة PW0801، وأمكن التعرف على ٢٥ QTls ذات علاقة بأربع صفات تتعلق بتحمل الغدق (هى: درجة التحمل على المقياس المحدد لذلك tolerance score، وتكوين الجذور العرضية، والوزن الجاف للنموات الهوائية المعرضة للغدق، وطول النمو الخضرى المعرض للغدق)، و ١١ QTLs لصفتين من صفات الكنترول، وهما: الوزن الجاف للنمو الخضرى فى الظروف العادية، وطول النمو الخضرى فى الظروف العادية (Yeboah وآخرون ٢٠٠٨).

اللوبيا

وجد بدراسة ثلاث أصناف من اللوبيا تتباين فى درجة تحملها لغدق التربة أن صفة التحمل تتوقف على كل من عدد الجذور الجانبية المتبقية بالنبات، وعلى مدى انتشار وتوزيع البرانشيمات الهوائية عند قاعدة الساق فى ظروف الغدق (Takele & McDavid ١٩٩٤).

الفصل العاشر

تحمل الملوحة: الأساسيات

تعرف الأراضى غير الصالحة للزراعة باسم "الأراضى ذات المشاكل" Problem Soils، وهى الأراضى التى يوجد فيها انحراف حاد — عن المجال المناسب للنمو النباتى الطبيعى — فى واحد أو أكثر من العوامل البيئية الأرضية، مثل: الملوحة الأرضية، والرطوبة الأرضية، والعناصر الغذائية، والـ pH.

وتوجد ثلاثة بدائل للاستفادة من تلك الأراضى ذات المشاكل، وهى:

١- إصلاح التربة .. وهى طريقة تتبع بنجاح عندما يكون الانحراف فى العامل البيئى قليلاً، ولكنها لا تكون اقتصادية إذا كان الانحراف كبيرًا.

٢- استخدام التربة ذات المشاكل فى زراعة أنواع برية من النباتات يمكنها النمو فيها، على أن يتم استئناسها لصالح الإنسان بهدف استخلاص مركبات غذائية، أو دوائية منها، أو الاستفادة منها مباشرة كغذاء للإنسان، أو كعلف للماشية، أو لإنتاج الزيوت أو المركبات الأخرى التى تدخل فى الصناعة .. ويحظى هذا الاتجاه باهتمام كبير فى الوقت الحاضر، وهو يهمنا — فى مجال تربية النبات — لأن استئناس النباتات Plant Domestication لصالح الإنسان يعد أحد أهداف المربى.

٣- تربية نباتات تتحمل الانحراف فى العوامل البيئية الأرضية، ليمكن زراعتها بنجاح فى هذه الأراضى.

ونقصر اهتمامنا فى هذا الفصل — وكذلك فى الفصل الحادى عشر — على تحمل الملوحة الزائدة فقط، أما باقى مشاكل التربة فلها فصولها الخاصة من هذا الكتاب.

ويُطلق على استخدام النباتات المحبة للملوحة والأصناف المتحملة للملوحة من المحاصيل الزراعة فى زراعة الأراضى المتأثرة بالملوحة باسم الـ biotic approach، وكذلك باسم biosaline agriculture (Ashraf & Akram ٢٠٠٩).

حجم وأهمية مشكلة تملح الأراضى

تقديرات مساحة الأراضى الملحية والرملية

تُقدر مساحة الأراضى الملحية — على مستوى العالم — بنحو ٤٠٠–٩٥٠ مليون هكتار (الهكتار = ١٠٠٠٠م٢ = ٢,٣٨ فدانًا). أما الأراضى المروية .. فتقدر بنحو ٢٣٠ مليون هكتار، وتقدر المساحة المتأثرة منها بالملوحة بنحو الثلث، أى حوالى ٧٥ مليون هكتار (عن Epstein وآخرين ١٩٨٠). وفى باكستان وحدها — على سبيل المثال — تبلغ جملة مساحة الأراضى المروية حوالى ١٥ مليون هكتار، أصبح نحو ١٠ ملايين هكتار منها ملحية، أو رديئة الصرف إلى درجة دخول آلاف الهكتارات سنويًّا ضمن الأراضى غير الصالحة للزراعة (عن Jones ١٩٨١).

وتبعًا لآخرين، فإن مساحة اليابسة بالكرة الأرضية تقدر بنحو ١٤ بليون هكتار، منها حوالى ٦,٥ بليون هكتار تعد جافة أو شبه جافة، ويقدر أن حوالى بليون هكتار منها (٢,٣٨ بليون فدان) ملحية. وبالإضافة إلى ذلك فإنه يقدر أن حوالى ٢٠٪ من الأراضى المزروعة، و ٣٣٪ من الأراضى الزراعية المروية تتأثر بالملوحة، وأن المساحات الملحية تزداد سنويًّا بنسبة حوالى ١٠٪. ومن أهم أسباب تلك الزيادة السنوية قلة الأمطار، والبخر السطحى العالى، وتجوية الصخور، والرى بالماء الملحى، وسوء الممارسات الزراعية (Foolad ٢٠٠٤).

ويُعد الفقد السنوى فى المساحة التى لا تزرع بسبب تملحها فى تعارض مباشر مع الاحتياجات الغذائية المتزايدة لعالم يتزايد سكانه (Yamaguchi & Blumwald ٢٠٠٥).

وتقدر مساحة الصحارى الساحلية بنحو ٣٠ ألف كيلو مترًا مربعًا، بينما تقدر مساحة الكثبان الرملية — على مستوى العالم — بنحو ١,٣ بليون هكتار، وتشكل كلتا المساحتين نحو ٩٪ من مساحة اليابسة فى الكرة الأرضية. ولا يعرف — على وجه التحديد — نسبة الجزء الذى يمكن زراعته من تلك المساحات الشاسعة بالنباتات المحبة للملوحة، أو بالأصناف التى تتحمل الملوحة من المحاصيل الزراعة (عن Epstein وآخرين ١٩٧٩).

تقسيمات الأراضى الملحية والصودية

تقسم الأراضى من حيث كونها ملحية أو صودية – تبعًا لمعمل الملوحة بالولايات المتحدة – كما يلى:

١- أراضى غير ملحية وغير صودية:

وفيها لا يزيد معامل التوصيل الكهربائى (EC) لمستخلص التربة المشبع عن ٤,٠ مللى موز/سم، ولا تزيد نسبة الصوديوم المتبادل (ESP) عن ١٥٪.

٢- أراضى ملحية:

وفيها يزيد الـ EC عن ٤,٠ مللى موز/سم، ولا يزيد الـ ESP عن ١٥٪.

٣- أراضى صودية:

وفيها لا يزيد الـ EC عن ٤,٠ مللى موز/سم، ويزيد الـ ESP عن ١٥٪.

٤- أراضى ملحية صودية:

وفيها يزيد الـ EC عن ٤,٠ مللى موز/سم، ويزيد الـ ESP عن ١٥٪.

يكون pH الأراضى الملحية – عمومًا – أقل من ٨,٥، و pH الأراضى الملحية الصودية حوالى ٨,٥، و pH الأراضى الصودية أعلى من ٨,٥ (عن Singh & Chatrath ٢٠٠١).

أضرار الملوحة العالية

تظهر الآثار السلبية للملوحة العالية فى ثلاثة جوانب كما يلى:

١- بناء التربة Soil Structure:

تؤثر التركيزات العالية للأملاح – وخاصة عند زيادة نسبة ادمصاص الصوديوم إلى الكاتيونات الأخرى على سطح غرويات الطين – تأثيرًا سيئًا على الصفات الفيزيائية للتربة، حيث تتشتت الحبيبات الصغيرة (المكونة للتجمعات الكبيرة)، وتصبح مفردة؛ الأمر الذى يقلل كثيرًا من حجم مسام التربة، ويضعف نفاذيتها للماء.

٢- التفاعل بين التربة والجذور Soil/Root Interactions:

تجعل التركيزات العالية للأملاح فى المحلول الأرضى امتصاص النبات للماء

والعناصر أمرًا صعبًا؛ بسبب زيادة الضغط الأسموزى للمحلول الأرضى، والتنافس الكيميائى بين أيونات الأملاح وأيونات العناصر المغذية على الامتصاص.

٣- داخل النبات:

تؤدى زيادة امتصاص النبات للأملاح إلى تواجدها بتركيزات عالية فى أنسجة النبات بصورة عامة، وفى السيتوبلازم، والفجوات العصارية بصورة خاصة؛ الأمر الذى يترتب عليه ما يلى:

أ- تثبيط النشاط الأيضى.

ب- التضارب مع تمثيل البروتين.

جـ- فقد الخلايا للماء.

د- انغلاق الثغور.

هـ- شيخوخة الأوراق مبكرًا.

ويؤدى عدم التوازن بين تركيز الأملاح فى كل من السيتوبلازم والفجوات العصارية إلى زيادة التأثير الضار للأملاح الزائدة؛ فتصبح سامة للنباتات، بالرغم من أن تركيزها العام فى النسيج النباتى قد يكون معتدلاً (عن Yeo & Flowers ١٩٨٩).

أهمية استخدام النباتات التى تتحمل الملوحة والمحبة للملوحة فى الزراعة

تؤدى قلة الأمطار فى المناطق الجافة وشبه الجافة إلى الاعتماد على الرى فى الزراعة، الذى يؤدى — مع مرور الوقت — إلى تراكم الأملاح فى التربة، فتصبح بذلك ملحية، وتقل صلاحيتها للزراعة. ويرجع ذلك إلى ما تحتويه مياه الرى من أملاح لا يتم التخلص منها بالغسيل. فمثلاً .. تقدر كمية الأملاح التى توجد فى المياه التى تستخدم فى ولاية كاليفورنيا الأمريكية بنحو ١٠ ملايين طن سنويًا، فى الوقت الذى تستخدم فيه نحو ٩٠٪ من تلك المياه فى الزراعة (عن Norlyn ١٩٨٠). كما توجد فى مختلف

أنحاء العالم أراضٍ عالية الملوحة غير صالحة للزراعة. وفى حالات كهذه .. لا يفيد إصلاح التربة بالوسائل الهندسية فى التخلص التام من مشكلة الملوحة، وإنما فى تحجيمها فقط، بالرغم من التكلفة العالية لتلك الوسائل. ولا يتحقق الاستغلال الأمثل لتلك الأراضى إلا بزراعتها بالأنواع والأصناف التى تتحمل الملوحة.

وتفيد — كذلك — زراعة تلك النباتات التى تتحمل الملوحة فى التوفير فى كل من مياه الرى (لعدم الحاجة إلى غسيل الأملاح فى كل رية)، وتكاليف الإصلاح الدورى للتربة (بزيادة فتراتها). كما يمكن رى تلك النباتات بالمياه الأقل جودة، وتوفير المياه ذات النوعية الجيدة (المنخفضة الملوحة)؛ لرى الأنواع والأصناف الأكثر حساسية للملوحة.

ويمكن — كذلك — زراعة النباتات التى تتحمل الملوحة بالاعتماد على المياه الجوفية التى ترتفع فيها نسبة الأملاح، وفى المناطق الساحلية التى يؤدى كثرة سحب المياه الجوفية منها إلى زيادة ملوحتها بسبب اختلاطها بمياه البحر، وفى الصحارى الساحلية التى يمكن ريها بمياه البحر مباشرة.

ولكن ينبغى أن نضع فى الحسبان أن هذه النباتات التى تتحمل الملوحة يكون نموها — غالبًا — أفضل، ومحصولها أعلى إذا ما زرعت فى أراضٍ غير ملحية. ولكنها — بالرغم من ذلك — تنمو بصورة مرضية، وتنتج محصولاً اقتصاديًّا فى الأراضى الملحية فى الوقت الذى لا يمكن للنباتات الحساسة أن تنمو فيها. ويستثنى من ذلك النباتات الملحية Halophytes بطبيعتها، التى يكون نموها — غالبًا — أفضل فى ظروف الملوحة العالية.

إن مدى التباين الوراثى بين النباتات فى استجابتها للشدِّ الملحى يزداد — كأى صفة أخرى — من بين الأصناف إلى ما بين الأنواع، فالأجناس، فالعائلات. وعلى الرغم من وجود أنواع متحملة للملوحة فى عديد من العائلات النباتية، فإن بعض العائلات يتواجد بها عددًا أكبر من الأنواع المتحملة. فمثلاً .. يوجد بالعائلة الرمرامية Chenopodiaceae عديدًا من الأنواع المتحملة تتباين بين أنواع برية من الـ *Salicornia* والـ *Atriplex* إلى بنجر السكر. كما تتباين الأنواع المتحملة من العائلة النجيلية

Graminae بين حشيشة القمح الطويلة *Elytrigia pontica* وعشب برمودا *Cynodon dactylon* إلى الشعير وقصب السكر.

ويتباين تأثير الملوحة على النباتات حسب تركيزها وحسب مستوى تحمل النباتات لها.

فنجد بالنسبة لتركيز الملوحة أن التركيزات العالية للأملاح تقتل النباتات من خلال تأثير سمية الأيونات ونقص الجهد المائى (بسبب زيادة الضغط الأسموزى) للمحلول الأرضى، وفى مستويات الملوحة المتوسطة الارتفاع قد تُحدث تركيزات الأملاح احتراقًا بالأوراق وتثبيطًا شديدًا للنمو. وفى مستويات الملوحة المتوسطة إلى المنخفضة تظهر الاختلافات فى معدل النمو كتأثير مظهرى وحيد للملوحة؛ ولكن تظهر فى بعض الأنواع زيادة قليلة فى دكنة اللون الأخضر للأوراق وزيادة فى سمكها. وعلى الرغم من أن تلك التأثيرات العامة للأملاح تحدث فى كل النباتات الراقية، فإنه توجد تباينات كبيرة بين الأنواع — وحتى بين الأصناف داخل النوع الواحد — فى درجة الاستجابة لأى مستوى من الملوحة (Shannon ١٩٨٥).

النباتات المحبة للملوحة وأوجه الاستفادة منها

تعريف بالنباتات المحبة للملوحة

يقدر عدد النباتات المغطاة البذور المحبة للملوحة halophytes بما لا يقل عن ٨٠٠ نوع نباتي تتوزع على أكثر من ٢٥٠ جنسًا، و ٧٥ عائلة. ويمثل هذا العدد من الأجناس نحو ٦٪ من جميع أجناس مغطاة البذور (عن Austin ١٩٨٩). وأكثر العائلات النباتية تضمنًا للأنواع المحبة للملوحة والمتحملة لها هما الرمرامية Chenopodiaceae، والـ Poaceae.

ومن الأمثلة البارزة للنباتات الزهرية المحبة للملوحة ما يلى:

١- أنواع المانجروف Mangrove؛ مثل: *Avicennia*، و *Aegilitis*، و *Rhizophora*.

٢- "حشائش" البحر المغمورة بالماء؛ مثل: *Halophila*، و *Posidonia*، و *Zostera*.

٣- بعض أنواع عدد من العائلات الهامة، مثل العائلة الرمرامية (عن Jones ١٩٨١).

تنمو النباتات المحبة للملوحة — سواء أكانت تلك التى تعيش فى مياه البحر، أم على اليابسة — فى أوساط لا يقل تركيز الأملاح فيها عن ٤٠ ألف جزء من المليون (EC = ٦٢,٥ مللى موز)، وهو تركيز أعلى بكثير مما يمكن أن تتحمله المحاصيل الزراعية كما يتبين من جدول (١٠-١).

جدول (١٠-١): مدى تحمل الملوحة فى مختلف فئات المحاصيل الزراعية (عن Yeo & Flowers ١٩٨٩).

الفئة المحصولية	المحصول	تركيز الأملاح (EC) الذى يؤدى إلى نقص المحصول بنسبة ٥٠٪
الحبوب	الذرة	٥,٨
	الأرز	٧,٠
	القمح	١٣,٠
	الشعير	١٨,٠
الخضر	الفاصوليا	٣,٧
	السبانخ	٨,٥
نجيليات العلف	الشيلم البرى	١٠,٨
	حشيشة القمح الطويلة	١٩,٥
محاصيل أخرى	فول الصويا	٧,٥
	بنجر السكر	١٥,٥
	القطن	١٧,٥

أوجه الاستفادة من النباتات المحبة للملوحة

إن تربية واستنباط أصناف قادرة على تحمل الملوحة من المحاصيل الزراعة المعروفة لزراعتها فى الأراضى المتأثرة بالملوحة ليس أكثر من تأخير لعملية استصلاح الأرض،

التى يجب أن تجرى بعد حين؛ للتخلص من ملوحتها الزائدة. فمع مرور الوقت — أثناء زراعة تلك الأصناف — مع إهمال إصلاح التربة، يزداد تراكم الأملاح فيها إلى أن تصل إلى مستوى أعلى مما يمكن أن تتحمله هذه الأصناف.

أما النباتات المحبة للملوحة halophytes فإنها تنمو بصورة طبيعية فى الأراضى الشديدة الملوحة، بل إن نمو بعضها يتأثر سلبيًّا لو أنها زرعت فى أوساط قليلة الملوحة.

ولقد استفاد الإنسان — بالفعل — من بعض هذه النباتات، قبل أن يتمكن من تطوير الطرق المناسبة لإنتاجها؛ فيُذكر أن الهنود الحمر فى المكسيك استخدموا بذور النبات *Zostera marina* كغذاء لهم، وهو نبات ينمو مغمورًا تمامًا فى مياه البحر. كذلك استفاد الإنسان فى السواحل الاستوائية من نباتات المانجروف التى كان يجمعها لاستخدامها كوقود (عن Epstein وآخرين ١٩٧٩).

ولعل أكثر ما يجذب الباحثين إلى دراسة هذه النباتات هو استئناسها، وتطوير التقنيات الزراعية المناسبة لها؛ للاستفادة منها مباشرة كغذاء للإنسان، أو كعلف للماشية. ولكن تحقيق ذلك يتطلب خلو تلك النباتات من التركيزات العالية من أيونى الصوديوم والكلور، أو إيجاد الوسائل المناسبة لتخليصها منها.

ويمكن للنباتات المحبة للملوحة halophytes أن تكمل دورة حياتها فى ملوحة تزيد عن ٢٥٠ مول كلوريد صوديوم، ومعظمها يتطلب ١ مللى مول كلوريد صوديوم — على الأقل — لينمو جيدًا، ولكن كثير منها يحتاج إلى ١٠—٥٠ مللى مول كلوريد صوديوم ليصل إلى أقصى نمو له، والقليل منها ينمو أفضل ما يمكن فى ٢٠٠—٣٠٠ مللى مول كلوريد صوديوم. وكثير من النباتات المحبة للملوحة تعد بطيئة النمو حتى فى مستوى الملوحة المثالى لها، ولكن بعضها يعد مناسبًا لاستصلاح الأراضى، ومن أمثلة ذلك النبات *Thinopyrum ponticum* (الذى يعرف باسم حشيشة القمح الطويلة tall wheat grass)، وهو ينتشر عالميًّا ويزرع كنبات علف فى الأراضى المحلية. ومن

الأمثلة الأخرى النبات *Atriplex amnicola* الذى يزرع كنبات علف فى غرب أستراليا.

ومن بين الأشجار التى تفيد فى خفض منسوب الماء الأرضى فى الأراضى الملحية باستهلاكها لكميات كبيرة من الماء مع تحملها للملوحة النبات: *Eucalptus camaldulensis* (الذى يعرف باسم river red gum)، وهو ليس من النباتات المحبة للملوحة ولكنه متحمل لها، ويستخدم فى أستراليا لهذا الغرض. ومن النباتات الأخرى التى يمكن استخدامها لهذا الغرض النبات *Acacia stenophylla* الذى لا يعانى خفضًا بمقدار ٥٠٪ من نموه إلا بعد وصول الملوحة إلى ٢٠ ديسى سيمنز/م (أو حوالى ٢٠٠ مللى مول كلوريد صوديوم)، وهو وغيره من نفس الجنس وأجناس *Casuarina*، و *Melaleuca* تصلح لاستصلاح الأراضى (Munns وآخرون ٢٠١١).

ومن أبرز الأمثلة للنباتات التى تجرى محاولات لاستئناسها — بهدف الاستفادة منها كغذاء للإنسان أو لحيواناته الزراعية، أو لاستخلاص مركبات دوائية، أو غيرها من المركبات منها — ما يلى:

١- النبات *Spartina alterniflora*:

ينمو بريًّا بكثرة فى الأراضى الملحية بشرقى الولايات المتحدة. بذوره صغيرة يبلغ متوسط وزنها ٢,٥ مجم، وتحتوى على نحو ١٥٪ بروتينًا على أساس الوزن الجاف ويبدو أن له مستقبلاً كمحصول علف.

٢- النبات *Chenopodium album* (Lamb's quarters):

نبات حولى ينتج بذورًا بكثرة تحتوى على نحو ١٧٪ بروتينًا على أساس الوزن الجاف. ينمو النبات جيدًا عند ريه بالمياه العالية الملوحة. وقد استخدم النبات الأخضر كغذاء للإنسان، كما أنه يشبه كثيرًا النبات *Chenopodium quinoa* الذى يستخدمه الهنود الحمر — بأمريكا الجنوبية — كغذاء. تحتوى بذور النبات الأخير على بروتين ذى قيمة بيولوجية عالية بنسبة ١٠٪–١٢٪ على أساس الوزن الجاف، ولكنه لا يتحمل الملوحة. ومع ذلك فإن النوعين يمكن أن يهجنا معًا؛ لإنتاج طرز صالحة للاستهلاك وتتحمل الملوحة.

٣- النبات *Kosteletzkya virginica* (Seashore mallow):

ينمو فى الأراضى العالية الملوحة، وينتج بذورًا بكثرة، تقترب فى حجمها من بذور القمح، وتحتوى على نحو ٣٣٪ بروتينًا على أساس الوزن الجاف.

٤- النبات *Spartina patens*:

تتوفر منه ثلاث سلالات على درجة عالية من التحمل للملوحة، تصلح واحدة منها – على الأقل – لزراعتها كمحصول علف، وخاصة فى الأراضى الرملية.

٥- النبات *Distichlis spicata*:

يتحمل تركيزات عالية جدًّا من الملوحة، وهو وحيد الجنس ثنائى المسكن، واستعمله الهنود الحمر كغذاء، وربما يكون له مستقبل كمحصول علف.

كما يوجد نبت آخر قريب منه هو *D. palmeri* ينمو على الشواطئ فى خليج كاليفورنيا، واستخدم أيضًا كغذاء بواسطة الهنود الحمر.

إن معظم تلك النباتات يمكن أن يكون لها مستقبل كمحاصيل علف، كما أن بعضها يمكن أن يطور لإنتاج حبوب صالحة للاستهلاك الآدمى، وخاصة بعد خلطها مع الحبوب التقليدية (Somers ١٩٧٩).

٦- العشب المحب للملوحة *Batis* spp.:

جربت زراعة هذا النبات المحب للملوحة (شكل ١٠-١) فى عدة دول، منها الولايات المتحدة (ولاية أريزونا)؛ والإمارات العربية المتحدة. تكون زراعته فى الأراضى الرملية بالقرب من سواحل البحار؛ حيث يروى بمياه البحر مباشرة، ويزرع لأجل بذوره، ونمواته الخضرية التى تخلص من بللورات الملح (التى توجد فى سيقان النبات)، وتجهز على صورة بالات لاستخدامها كغذاء للماشية.

يحصد النبات بعد نحو ٢٠٠ يوم من زراعته، ثم يدرس لفصل البذور الناضجة عن القش. تستخدم السيقان المقطوعة كعلف للحيوانات الزراعية والداجنة، حيث

يمكن الحصول على ١٥ طنًّا من الحشيش من الهكتار الواحد بعد إزالة الأملاح منه. ويضاف إليه كسب البذور (بعد استخلاص الزيت منها) لزيادة قيمته الغذائية كعلف. أما النباتات التى تحصد قبل نضج البذور فإنها تحتوى على بروتين بنسبة ١٢٪–١٤٪.



شكل (١٠–١): النمو الخضرى وبذور النبات المحبة للملوحة *Batis* spp.

يشكل الزيت نحو ٣٠٪ من حجم البذرة، ويمتاز بنوعيته الجيدة، وهو يشبه – إلى حد كبير – زيت بذرة القرطم، وتكاد الكميات المنتجة منه تعادل تلك الكميات المستخلصة من فول الصويا على أساس وحدة المساحة المزروعة. أما مسحوق البذور فإنه يحتوى على ٤٣٪ بروتينًا (الزراعة فى العالم العربى – المجلد الثانى – العدد ٨/٧).

وإضافة إلى ما تقدم ذكره من نباتات محبة للملوحة يُعْرَفُ عديد من النباتات الأخرى التى تتحمل الجفاف، والتى يأتى بيانها تحت هذا الموضوع. وتتفاوت تلك النباتات فى مدى تحملها للملوحة، ونكتفى – حاليًّا – بذكر الأمثلة التالية:

١- نبات الجوايال Guayle:

يسمى – علميًّا *Parthenium argentatum*، وهو نبات معمر يزرع لأجل إنتاج المطاط، يتحمل الملوحة إلى حد ما .. فبرغم أن الملوحة تقلل من الإنبات ونمو البادرات، ألا أن النباتات البالغة أكثر تحملاً للملوحة، وتنمو بصورة جيدة عند ريها بمياه ملحية (عن Fangmeier ١٩٨٤).

٢- الهوهوبا Jojoha:

يُحصل منه على دهون عالية الجودة، تشبه الدهون التى تستخرج من بعض الحيتان، ولها استخدامات كثيرة فى الصناعة. يتحمل الجفاف بدرجة عالية؛ كما أنه يعد من النباتات التى تتحمل الملوحة (عن Univ. Arizona ١٩٨٠).

الأساس الفسيولوجى لأضرار الملوحة وتحملها

الأساس الفسيولوجى

تحدث أضرار الملوحة نتيجة لما تحدثه بالنباتات من أضرار فسيولوجية كما يلى:

١- تفرض الملوحة نقصًا مبدئيًا فى قدرة النبات على امتصاص الماء؛ بسبب ما تُحدثه الملوحة من زيادة فى تركيز الأملاح فى المحلول الأرضى.

٢- تسبب الملوحة شداً أيونيًّا خاصًّا ينشأ عن التغير فى نسبة أيون البوتاسيوم K^+ إلى الصوديوم Na^+.

٣- يؤدى الشدّ الملحى إلى زيادة تركيز أيونا الصوديوم Na^+ والكلورين Cl^- إلى مستويات ضارة بالنباتات.

ونجد أن النباتات الحساسة للملوحة تنتقل فيها الأيونات إلى النموات الخضرية (مع تيار ماء النتح غالبًا) بسرعة أكبر من سرعة انتقالها فى النباتات المتحملة والمحبة للملوحة (التى يقل فيها النتح بسبب صغر حجم أوراقها، أو لتشحم نمواتها الخضرية، أو لغزارة شعيراتها الغدية؛ الأمر الذى يعمل على خفض معدل النتح)؛ مما يُسرع من موت أوراقها، ومن ثم موت النبات كله (Flowers & Flowers ٢٠٠٥).

إن التأثير الفسيولوجى لزيادة الملوحة يرجع — كما أسلفنا — إلى أمرين أساسيين، هما: زيادة الضغط الأسموزى للمحلول الأرضى، وما يتبع ذلك من عدم قدرة النبات على امتصاص حاجته من الماء، والزيادة الكبيرة فى تركيز كلوريد الصوديوم، وما يتبع ذلك من عدم قدرة النبات على امتصاص حاجته من الكاتيونات الأخرى.

تحور التأثيرات الأسموزية للمحلول الأرضى من العلاقات المائية بالنبات، وتقلل من معدل زيادة الخلايا فى الحجم؛ الأمر الذى يقود إلى خفض فى معدل تكون الجذور والفروع والأوراق الجديدة. يخفض الضغط العالى للمحلول الأرضى — كذلك — من درجة توصيل الثغور؛ الأمر الذى يؤدى إلى خفض معدل البناء الضوئى. كما تتسبب التأثيرات الأسموزية فى زيادة سرعة وصول الأوراق المسنة لمرحلة الشيخوخة. ويعنى ذلك وجود ثلاث عمليات مستقلة تتأثر بزيادة الضغط الأسموزى (بطء تكوين الأوراق الجديدة، وموت الأوراق المسنة، ونشاط البناء الضوئى)، وهى التى تُسهم جميعها فى خفض معدل البناء الضوئى للنبات. وتتشابه هذه التأثيرات مع تأثيرات شدِّ الجفاف. تحدث التأثيرات الأسموزية فور انخفاض الجهد المائى للمحلول الأرضى، وتزول فور زيادته. وإذا كانت فترة الشدِّ قصيرة (بالساعات) فإن عودة النبات لحالته الطبيعية تكون كاملة، أما إذا كانت تلك الفترة طويلة، فإن العودة للحالة الطبيعية تكون محدودة نظرًا لأن الشدِّ ربما يكون قد قلل — بالفعل — من عدد النموات الجانبية وعدد الخلايا فى منطقة الانقسام والنمو بالجذور والأوراق، حيث يكون هناك انخفاض فعلى فى عدد الخلايا القادرة على الاستجابة.

أما التأثير على امتصاص الأيونات فإن مردة يكون إلى زيادة امتصاص أيونا الصوديوم والكلورين، وما يتبع ذلك من نقص فى امتصاص الأيونات الضرورية، وخاصة البوتاسيوم والكالسيوم. وقد يحور امتصاص الكلورين الزائد من امتصاص الأيونات الضرورية للنبات مثل الفوسفات والنترات، إلا أن هذه التأثيرات تكون معقدة وتتباين بين الأنواع النباتية. وإذا زاد امتصاص النبات للصوديوم والكلورين عن قدرة النبات على توزيعهما على مختلف الأنسجة والأعضاء، أو على قدرته على تحديد تواجدهما بالفجوات العصارية،

فإن تركيزهما يزداد فى السيتوبلازم إلى مستويات سامة. ومن أبرز مظاهر ذلك التسمم موت الأوراق المسنة، أما تأثير التراكم على النمو فإنه لا يحدث إلا بعد فترة تتوقف على مستوى الشدِّ الملحى وعلى مدى تحمل النوع النباتى لها. وعندما يحدث البطء فى النمو جراء تراكم أيونا الصوديوم والكلورين فإنه يكون البطء الثانى بعد الأول الذى يحدث مبكرًا جراء زيادة الضغط الأسموزى للمحلول الأرضى (عن Munns وآخرين ٢٠١١).

وسائل النباتات فى الحد من التأثير السام للأملاح

على الرغم من احتياج بعض النباتات للصوديوم — وخاصة تلك المحبة للملوحة halophytes — فإن التركيز العالى من كلوريد الصوديوم يعد سامًّا، ويوثر فى النمو النباتى. ويرجع التغير فى نسب الأيونات فى النباتات إلى تدفق أيون الصوديوم من خلال المسارات التى تقوم — أصلاً — بوظيفة الحصول على أيون البوتاسيوم. وتتشابه حساسية إنزيمات السيتوبلازم للملح فى كل من النباتات المحبة للملوحة والنباتات العادية glycophytes؛ مما يدل على أن الحفاظ على نسبة عالية من تركيز الـ K^+/Na^+ يعد أمرًا أساسيًّا للنبات فى الأراضى الملحية.

ومن بين الوسائل التى تلجأ إليها النباتات للمحافظة على نسبة عالية من تركيز الـ K^+/Na^+ فى السيتوبلازم، ما يلى:

١– إقصاء أيون الصوديوم خارج الخلية.

٢– تجميع أيونات الصوديوم فى الفجوات العصارية.

إن زيادة تركيز الأملاح فى المحلول الأرضى يقلل من جهده المائى (يزداد ضغطه الأسموزى)، ويتعين — حينئذٍ — خفض الجهد المائى بالنبات لما يساوى حوالى ٥٠ مللى مول كلوريد صوديوم. ويتحقق ذلك بتعديل الماء النباتى ومحتواه من المواد الذائبة. فمثلاً .. عندما تغمر جذور النباتات بماء البحر فإنها تتجاوب مع هذا الجهد المائى المنخفض بتراكم تركيزات عالية (أكثر من ٥٠٠ مللى مول) من الصوديوم والكلورين فى خلاياها. هذا .. إلا أن نفس هذه الأملاح الضرورية للتعديل الأسموزى تكون سامة، ويتعين فصلها

عن آليات الأيض بالخلايا. ويتحقق ذلك بتحديد تواجدها فى أماكن محددة من الخلية لا يحدث معها ضرر (compartmentation)؛ حيث تأخذ العمليات الأيضية الحساسة للأملاح مجراها فى السيتوبلازم، بينما يخزن الملح الضرورى للتعديل الأسموزى فى الفجوات العصارية (Flowers & Flowers ٢٠٠٥).

وبصورة عامة .. تستجيب النباتات للملوحة العالية بطريقتين مختلفتين، كما يلى:

١- تحد النباتات الحساسية للملوحة من امتصاص الملح وتعدل ضغطها الأسموزى بتمثيل المواد الذائبة المتوافقة (مثل البرولين والجليسين بيتين والسكريات).

٢- تقوم النباتات المتحملة للملوحة بعزل الأملاح وتجميعها فى الفجوات العصارية؛ وبذا فإنها تتحكم فى تركيز الملح بالسيتوبلازم، وتحافظ على نسبة عالية من K^+/Na^+ بالسيتوبلازم.

وقد يوفر استبعاد الأيونات درجة من التحمل فى التركيزات المنخفضة نسبيًا من كلوريد الصوديوم، ولكنه لا يفيد فى التركيزات العالية من الملح؛ مما يؤدى إلى تثبيط عمليات الأيض الرئيسية؛ ومن ثم تثبيط النمو (Yamaguchi & Blumwald ٢٠٠٥).

وكما أسلفنا .. فإن التعديل الأسموزى يأخذ مجراه فى السيتوبلازم بما يعرف بالمركبات الذائبة المتوافقة compatible solutes، وهى — كما علمنا — مركبات عضوية — مثل الجليسين بيتين والمانيتول، والبرولين — لا تضر الأيض وإنما قد تفيده. وتتطلب عملية الـ compartmentation أن تمتلك النباتات المتحملة للملوحة آلية تمكنها من المحافظة على فرق فى تركيز الأيونات عبر الغشاء البلازمى المحيط بالفجوات العصارية. وتعتمد هذه الآلية على تركيب الغشاء وعلى البروتينات التى تنقل الأيونات عبره.

إن الأيونات تدخل الخلايا النباتية عن طريق بروتينات تعد جزءًا أساسيًا من الأغشية الخلوية. ويمكن لهذه البروتينات أن تشكل قنوات channels تنتشر من خلالها الأيونات عبر تدرج جهد كهروكيميائى electrochemical potential gradient، أو أن

تعمل كحوامل carriers، حيث يرتبط البروتين بأيون على أحد جانبى الغشاء البلازمى ويطلقه فى الجانب الآخر. وتتم كلتا العمليتين للبروتينات بمضخات أيونية ion pump تعمل بالطاقة. تستخدم المضخات الطاقة المخزنة فى الـ ATP (وفى حالة الغشاء البلازمى للفجوات العصارية تستخدم الطاقة المخزنة فى كل من الـ ATP والـ pyrophosphate) فى تحريك البروتونات عبر الغشاء، مولدة فرقًا فى تركيز أيون الأيدروجين (الـ pH) وجهدًا كهربائيًّا (ΔE). ويكون الفرق فى الجهد الكهربائى هو المسئول عن حركة الكاتيونات إلى الداخل من خلال القنوات، بينما يكون الفرق فى تركيز أيون الأيدروجين هو المسئول عن حركة الأيونات عن طريق الحوامل، وهى التى يحدث فيها الالتحام بين البروتونات والأيونات (Flowers & Flowers ٢٠٠٥).

طبيعة تحمل الملوحة فى النباتات المحبة للملوحة

تنمو النباتات المحبة للملوحة – غالبًا – فى بيئات تحتوى على كلوريد الصوديوم بتركيز ١٠٠–٢٥٠ مول/م^{٣} (يحتوى ماء البحر على نحو ٥٠٠ مول كلوريد الصوديوم/م^{٣})، مع تواجد بعض الأيونات السامة الأخرى أحيانًا. فإذا أخذنا كلوريد الصوديوم فقط فى الحسبان، وافترضنا أن نسبة النتح إلى البناء الضوئى (وزن الماء المفقود بالنتح إلى الوزن الجاف للمادة العضوية التى يقوم النبات بتمثيلها) هى ٣٠٠ (وهى نسبة واقعية)، وأن تركيز الأملاح فى بيئة نمو النباتات هو ٢٠٠ مول/م^{٣} .. نجد أنه مقابل كل جرام من المادة الجافة العضوية التى يقوم النبات بتمثيلها، فإن عليه أن يتعامل مع ٣٫٥ جم من كلوريد الصوديوم؛ إما بالتخلص منها، وإما بمنع تأثيرها السام.

ويمكن بيان خطوط دفاع النباتات ضد الكميات الهائلة التى يمتصها من كلوريد الصوديوم – مرتبة حسب أهميتها فيما يلى:

١– تمييز النباتات ضد أيونى الصوديوم والكلور عند امتصاصها للماء الأرضى الملحى؛ فلا يصلا إلى داخل النبات بتركيزات سامة.

٢– حجز الأملاح فى الفجوات العصارية، ويظهر ذلك – مورفولوجيًّا – على

صورة أعضاء نباتية عصيرية succulent توجد فيها نسبة عالية من الماء إلى المواد العضوية الجافة. وقد يحدث هذا الحجز للأملاح فى الأوراق المسنة. ولا يعتقد أن تلك الوسيلة يمكن أن يكون لها أهمية فى تجنب أضرار الأملاح الزائدة فى المحاصيل الاقتصادية.

٣- يوجد فى بعض النباتات تراكيب متخصصة لفرز وطرح الأملاح منها، كما فى النجيليات المحبة للملوحة، وهى نباتات ليست بالعصيرية، ولا توجد فيها فجوات عصارية كبيرة (عن Austin ١٩٨٩).

ونجد فى أوراق بعض النباتات (مثل الجنس *Atriplex*) تراكيب متخصصة تعرف باسم الغدد الملحية Salt Glands، أو المثانات الملحية Salt Bladders تتجمع فيها الأملاح من الأنسجة المحيطة بها، ثم تفرز منها بتركيزات عالية إلى سطح الأوراق؛ حيث تغسل من عليها بواسطة الندى أو ماء المطر.

٤- تُسقط بعض النباتات الصحراوية المحبة للملوحة أوراقها عند زيادة محتواها من الأملاح عن مستوى معين؛ الأمر الذى يمنع تراكم الأملاح فى باقى أجزاء النبات. وبالرغم من أن هذا الأسلوب فى التخلص من الأملاح ذو كفاءة عالية، إلا أن قيمته الزراعية – فى المحاصيل الاقتصادية – مشكوك فيها (عن Rains ١٩٧٩).

٥- يمكن للنباتات المحبة للملوحة وتلك التى يمكنها تحملها أن تؤمن لنفسها توازنًا أسموزيًّا Osmoregulation داخليًّا عن طريق خاصية النفاذية الاختيارية للأغشية الخلوية التى قد تسمح بمرور أيون معين إلى داخل الخلية، وتمنع أيونًا آخر. وقد تعمل على نقل أيون ثالث خارج الخلية. ويكون اختيار الأغشية الخلوية للأيونات التى تسمح بنفاذها حسب أهميتها للنبات ومدى حاجته إليها. ويكون للأغشية الخلوية المعرضة للبيئة الخارجية (فى الشعيرات الجذرية) دورها فى تحديد الأيونات التى يُسمح بمرورها إلى داخل النبات عندما يكون تركيز الأملاح منخفضًا أو متوسطًا. أما عند زيادة تركيز الأملاح فإن الكميات الممتصة من الأيونات غير المرغوب فيها تزداد بصورة غير

مناسبة؛ الأمر الذى يستتبع قيام الأغشية الخلوية الداخلية بعملية التنظيم الأسموزى فى الفجوات العصارية (Rains ١٩٨١).

٦- يعرف كثير من الأنواع النباتية — التى يرتبط تحملها للتركيزات العالية من كلوريد الصوديوم — بقدرتها على استبعاد أيون الكلور، أو أيون الصوديوم، أو كليهما من الوصول إلى النموات الخضرية من خلال أنظمة فيزيائية كيميائية خاصة، والتى منها إفراز الصوديوم من الجذور إلى التربة مرة أخرى، وقيام خلايا متخصصة من برانشيمية الخشب بالامتصاص. يحدث ذلك فى كل من النباتات المحبة للملوحة وتلك التى يمكنها تحملها.

ومن أمثلة تلك الحالة فى النباتات التى يمكنها تحمل الملوحة ما يلى (عن Jones ١٩٨١):

النوع النباتى	الأيون المستبعد
الشعير	الكلور والصوديوم
Festuca rubra	الكلور والصوديوم
القمح *Triticum aestivum*	الكلور والصوديوم
Agropyron elongatum	الكلور والصوديوم
فول الصويا	الكلور
الأفوكادو	الكلور
العنب	الكلور
الحمضيات	الكلور والصوديوم
الفواكه ذات النواة الحجرية	الكلور والصوديوم

وبصورة عامة .. فإنه باستثناء وجود غدد مفرزة للأملاح فى النباتات المحبة للملوحة halophytes تعمل على تخليصها من الحمل الزائد للأملاح، ولا يوجد لها نظير فى النباتات العادية glycophytes، فإن فئتى النباتات لا تختلفان فى باقى آليات تحمل الملوحة سوى كميًّا، حيث تكون النباتات المحبة للملوحة أكثر قدرة على تحديد تواجد

الأملاح في الفجوات العصارية، وأكثر كفاءة في استخدام المياه، وفي إنتاج المواد العضوية الذائبة المتوافقة، فضلاً عن تميز النباتات المحبة للملوحة بقدر أكبر من التأقلم الأسموزى، والتأقلم الإنزيمي، والتأقلم الثغرى. وتعطى تلك الخصائص النباتات المحبة للملوحة ميزة تنافسية في ظروف الملوحة. ورغم أن معظم النباتات المحبة للملوحة يمكنها البقاء والنمو جيدًا في الظروف غير الملحية، فإنها لا تكون منافسة للنباتات العادية تحت تلك الظروف (Seaman ٢٠١١).

علاقة صفة تحمل الملوحة بالنمو النباتى فى النباتات المحبة للملوحة

ينبغى أن تكون الإنزيمات، أو الأغشية الخلوية، ومكونات تلك الأغشية في السيتوبلازم – في النباتات المحبة للملوحة – قادرة على تحمل التركيزات العالية للأيونات غير العضوية، والمواد العضوية الذائبة التي توجد في خلاياها، أو تكون النباتات مزودة بخصائص لفصل تلك المواد عن الأجزاء النباتية الحساسة في حجيرات خاصة، فيما يعرف بالـ Compartmentation.

ويتطلب تراكم المواد العضوية الذائبة في تلك النباتات، الحاجة إلى أن تكون إنزيماتها قادرة على تحمل الملوحة (الأمر الذى قد يجعلها أقل كفاءة من نظيراتها في النباتات العادية)، وتخصيص حجيرات للأملاح فيها، والتمييز ضد أيونى الصوديوم والكلور عند امتصاص النبات للماء الملحى من التربة. كل ذلك يتطلب بذل طاقة، تكون دائمًا على حساب نمو النبات وقدرته الإنتاجية. ولذا .. نجد أن النباتات الملحية تكون – دائمًا – أقل نموًّا وإنتاجية من النباتات العادية، كما أنها تعطى أعلى نمو ممكن لها عندما تنمو في بيئات يقل فيها تركيز الأملاح عما تكون عليه الحال في البيئات التي تنمو فيها بصورة طبيعية (عن Rains ١٩٧٩، و Austin ١٩٨٩).

ويتعين الانتباه إلى تلك الحقيقة عند محاولة الاستفادة من صفة تحمل الملوحة (التي توجد في النباتات البرية المحبة للملوحة) بمحاولة إدخالها في النباتات المزروعة؛ ذلك

لأن النباتات البرية تصل إلى مرحلة الإزهار والإثمار فى وقت قصير على حساب نموها الخضرى (بهدف زيادة قدرتها على البقاء)، بينما يكون الهدف من زراعة المحاصيل الزراعية هو المحصول الاقتصادى الذى يعتمد – غالبًا – على النمو النباتى الجيد. ولذا .. نجد أن أنواع الجنس *Lycopersicon* البرية التى تتحمل الملوحة يكون نموها ضعيفًا مقارنة بنمو أصناف الطماطم التجارية (عن Tal ١٩٨٤).

طبيعة تحمل الملوحة فى النباتات العادية المتحملة لها

إن من أهم آليات تحمل الملوحة فى النباتات العادية (الـ glycophytes)، ما يلى:

اختيارية الأيونات Ion Selectivity:

لقد أُرجعت الحساسية للملوحة فى بعض الأنواع المحصولية إلى فشل النباتات فى إبقاء أيونا الصوديوم والكلوريد بعيدًا عن مسار الماء المتحرك تحت تأثير النتح؛ ومن ثم سيتوبلازم النموات الخضرية. إن النباتات التى تحد من امتصاص الأيونات السامة وتحافظ على مستويات طبيعية من الأيونات المغذية يمكن أن تكون أكثر تحملاً للملوحة عن تلك التى لا تحد من تراكم الأيونات والتى تفتقد التوازن الأيونى. ويمكن لآليات امتصاص الأيونات الاختيارى القادرة على التمييز بين الأيونات المتشابهة كيميائيًّا مثل أيونى الصوديوم والبوتاسيوم أن تُسهم فى تحمل الملوحة. وتُعد التربية لهذا الغرض من أبسط الطرق لتحسين تحمل الملوحة فى الأصناف الحساسة (Shannon ١٩٩٧).

إن قدرة النبات على المحافظة على نسبة عالية من البوتاسيوم إلى الصوديوم (K^+/Na^+) فى السيتوبلازم لهى أمر على درجة عالية من الأهمية فى تحمله للملوحة. ولقد استهدفت جهود مربى النبات تحسين تلك النسبة من خلال الحد من امتصاص الصوديوم Na^+ وانتقاله إلى النموات الخضرية (Shabala وآخرون ٢٠٠٨).

وجد ارتباط قوى جدًّا فى الشعير بين قدرة النباتات على الاحتفاظ بتركيز عالٍ من البوتاسيوم ضد التسرب – تحت ظروف الملوحة – وتحملها للملوحة.

هذا .. علمًا بأن نسبة البوتاسيوم K^+ إلى الصوديوم Na^+ تنخفض بشدة تحت ظروف الملوحة؛ نتيجة لكل من التجمع الزائد للصوديوم فى السيتوبلازم، والزيادة فى تسرب البوتاسيوم من الخلايا. ويحدث التسرب بفعل ما يحدثه كلوريد الصوديوم من depolarization بالأغشية البلازمية تحت ظروف الملوحة (Chen وآخرون ٢٠٠٥).

هذا .. وتحد معظم الأنواع المحصولية من امتصاص الملح ووصوله إلى مسار تيار ماء النتح – إلى حد ما – من خلال تحديد تواجده فى الفجوات العصارية، وربما يمكن لبعض الأنواع التخلص من الأيونات من خلال الغدد الملحية، أو بتخزين الملح فى الجذور أو الأوراق أو أعناق الأوراق أو السيقان. وما لم يستمر النبات فى النمو بحيث لا تمتلىء أماكن تخزين الأملاح بالأملاح، فإن الأملاح تتسرب منها وتؤثر فى الأنسجة الحساسة؛ مما يؤثر فى الحالة العامة للنبات.

الحد من تراكم الأيونات

أن الحد من تراكم الأيونات فى الجذور والسيقان يُعد أحد أكثر آليات تحمل الملوحة شيوعًا فى النباتات.

التنظيم الأسموزى

نجد أن معظم النباتات الثنائية الفلقة المحبة للملوحة halophytes عصيرية succulent، ويتراكم فى فجواتها العصيرية تركيزات عالية من أيونى الصوديوم والكلور. كما يكون تركيز هذين الأيونين فى سيتوبلازم هذه النباتات أعلى مما فى النباتات العادية (القليلة أو المتوسطة التحمل للملوحة mesophytes).

ويفيد التعديل الأسموزى Osmotic Adjustment، الذى يحدث خفضًا فى جهد الضغط الأسموزى النباتى من خلال إحداث زيادة فى محتواه من المواد الذائبة (أو إحداث خفض فى محتواه من الرطوبة) – استجابة لانخفاض فى الجهد المائى الخارجى – يفيد فى استمرار المحافظة على امتلاء الخلايا. ويؤدى ضعف القدرة على

التعديل الأسموزى إلى فقد امتلاء الخلايا وانغلاق الثغور؛ الذى يتبعه نقص فى تبادل الغازات وضعف البناء الضوئى، كما يكون لفقد امتلاء الخلايا تأثيرات ضارة على انقسام الخلايا واستطالتها.

ولكى تحقق تلك النباتات توازنًا أسموزيًّا Osmoregulation بين الفجوات والسيتوبلازم .. يتراكم بسيتوبلازم خلاياها تركيزات عالية جدًّا من المركبات العضوية المتوافقة الذائبة compatible osmolytes عند تعرضها للشدِّ الملحى (أو الجفافى)، والتى من أهمها ما يلى:

١- المركبات الكربوهيدراتية:

السكروز — السوربيتول sorbitol — المانيتول manitol — الجليسرول glycerol — الأرابينيتول arabinitol — البينيتول pinitol — مركبات polyols أخرى.

٢- المركبات النيتروجينية:

البروتينات — البرولين — البيتين betaine —حامض الجلوماتك — حامض الأسبارتك — الجليسين — الجليسين بيتين glycine betaine — الكولين choline — البوتريسين putrescine.

٣- الأحماض العضوية:

حامض الأوكساليك — حامض الماليك (Sairam & Tyagi ٢٠٠٤) علمًا بأن الأحماض العضوية ذات الشحنة السالبة تعمل على إحداث توازن مع أيونات الصوديوم المتراكمة ذات الشحنة الموجبة.

ومن المعلوم أن نشاط عديد من الإنزيمات يتأثر سلبيًّا بالمركبات الذائبة غير العضوية، بينما يكون ضرر المركبات العضوية الذائبة معدومًا أو قليلاً فى التركيزات العالية.

وبالرغم من الدراسات العديدة التى أجريت على موضوع التنظيم الأسموزى فى النباتات، فإنه لا يوجد اتفاق بين الباحثين لا على دوره، ولا على أهميته .. حتى لقد ذكر البعض منهم أن تراكم البرولين والجليسين بيتين يكون مصاحبًا بزيادة القدرة

على تحمل الملوحة فى بعض الأنواع النباتية، إلا أن ذلك الأمر لا يحدث فى كل الحالات. كذلك ذكر البعض أن تراكم الجليسين بيتين فى النباتات يساعدها على زيادة تحملها للملوحة، ولكن ذلك التراكم ليس شرطًا لا غنى عنه لتحمل الملوحة فى النباتات الراقية.

كما أن دور البرولين فى التنظيم الأسموزى فى النباتات موضع جدل. فالبرولين يتراكم فعلاً فى النباتات التى تتعرض لظروف قاسية (وخاصة نقص الرطوبة الأرضية)، ولكن يبدو أن ذلك يحدث كاستجابة لصدمة أسموزية شديدة، أو — ربما — لسمية الأملاح.

ومن المعلوم أن المركبات النيتروجينية — مثل البرولين — تنظم بكفاءة عالية عملية تخزين النيتروجين الضرورى للنبات. ويعد البرولين مناسبًا لتحقيق هذا الهدف؛ لأنه نشط أسموزيًّا، ومتوافق مع مكونات السيتوبلازم، ويمكن أن يتحول بسهولة إلى حامض الجلوتامك، وهو حامض أمينى مركزى فى عملية تنظيم تمثيل الأحماض الأمينية الأساسية الأخرى. وبذا .. فإن النبات المعرض للملوحة يمكنه استخدام البرولين كمخزون نيتروجينى، وفى التنظيم الأسموزى (عن Rains ١٩٨١).

ومن النباتات التى يتراكم فيها البرولين بكثرة فى ظروف الملوحة العالية كل من *Triglochin maritima*، و *Puccinellia maritima*، وكثير من الطحالب والبكتيريا.

إن قائمة المركبات العضوية الذائبة فى السيتوبلازم cytosolutes — فى النباتات الراقية — فى ازدياد مستمر، وتتضمن كحولات السكر sugar alcohols، والأحماض الأمينية الـ dipolar، ومشتقاتها. ومن الأمثلة الهامة لذلك مركب dimethylsulphonopropionate الذى يشيع وجوده فى الطحالب البحرية. وتوجد المركبات الـ Sulphonic فى النباتات الراقية، مثل: *Wedelia biflora*، و *Ulva lactuca* اللذين يتغير تركيز المركب فيهما بتغير تركيز الأملاح فى وسط نموهما.

ويبدو أنه توجد علاقة قوية بين نوع المركبات العضوية الذائبة التى تتراكم فى

السيتوبلازم فى ظروف الملوحة العالية وبين الوضع التقسيمى، كما هو موضح فى جدول (١٠-٢) (عن Jones ١٩٨١).

جدول (١٠-٢): أمثلة لأنواع المركبات العضوية الذائبة فى السيتوبلازم فى بعض الأنواع النباتية.

النوع النباتى	العائلة	المركب العضوى
Suaeda monoica	Chenopodiaceae	Glycinebetaine
Suaeda maritima		
Atriplex spongiosa		
Spinacea oleracea		
Beta vulgaris		
Spartina x *townsendii*	Graminae	
Doplochne fusa		
Puccinellia maritima	Graminae	Proline
Triglochina moritima		
Plantago maritima	Plantaginaceae	Sorbitol
Plantago capensis		
Medicago sativa	Leguminoseae	Prolinebetaine
Wedelia biflora	Compositae	Beta-dimethyl-sulphonio-propionate

كذلك تتراكم – فى السلالات التى تتحمل الملوحة – عند تعرضها لظروف الملوحة العالية – أنواع مختلفة من البروتينات – مثل البروتين 26k المسمى أوزموتين Osmotin. وقد وجد Jain وآخرون (١٩٩٣) طرزًا محددة لتراكم البولى بيبتيدات Polypeptides تحت ظروف الملوحة، تختلف باختلاف السلالات المتحملة للملوحة. وبالرغم من عدم التوصل إلى حقيقة الدور الفسيولوجى الذى تلعبه هذه البروتينات على وجه التحديد .. إلا أنه يعتقد بأنها تسمح للنباتات بعمل التأقلمات الحيوية والبنائية التى تمكنه من التعامل مع مستويات الملوحة العالية.

زيادة كفاءة استخدام المياه

من الآليات الأخرى التى يمكنها منع فقد امتلاء الخلايا وزيادة كفاءة استخدام المياه زيادة مقاومة الأوراق (بوجود عدد أقل من الثغور، وزيادة مقاومة النسيج الوسطى، وزيادة سمك طبقة الأديم)، وزيادة نسبة الجذور إلى النموات الخضرية (Shannon ١٩٩٧).

ويتبين مما تقدم أن تحمل الملوحة يتوقف على مجموعة من الخصائص، هى:

١- مورفولوجى النبات.

٢- القدرة على تحديد تواجد الأملاح — التى تُعَّدل بها جهدها المائى — فى الفجوات العصارية.

٣- القدرة على إنتاج وتراكم المركبات العضوية الذائبة المتوافقة فى السيتوبلازم.

٤- القدرة على تنظيم النتح.

٥- خصائص الأغشية الخلوية.

٦- القدرة على تحمل تواجد نسبة عالية من الصوديوم إلى البوتاسيوم فى السيتوبلازم.

٧- وجود الغدد الملحية التى تمكنها من التخلص من الأملاح المتراكمة فيها (Flowers & Flowers ٢٠٠٥).

اتجاهات التربية لتحمل الملوحة

يمكن تحسين تحمل الملوحة فى النباتات بأى من الوسائل التالية:

١- استئناس وتطوير النباتات المحبة للملوحة halophytes كمحاصيل بديلة، وهو الأمر الذى تناولناه بالشرح من قبل فى هذا الفصل.

٢- اللجوء إلى التهجينات النوعية، ونتناول هذا الأمر بالدراسة تحت مختلف المحاصيل فى الفصل الحادى عشر.

٣- الاستفادة من التباينات المتوفرة بالفعل فى مختلف المحاصيل الزراعة، كما سيأتى بيانه فى الفصل التالى.

٤- إحداث تباينات بالمحاصيل المزروعة باللجوء إلى الانتخاب المتكرر واستحداث الطفرات ومزارع الأنسجة.

٥- التربية للمحصول العالى بدلاً من التربية للتحمل.

٦- الهندسة الوراثية، وهو الأمر الذى نتناوله بالتقديم فى نهاية الفصل التالى.

ولقد جرت محاولات للتربية لتحمل الملوحة فى عدد من المحاصيل، منها: الطماطم، وفول الصويا، والأرز، والبرسيم الحجازى، والذرة الرفيعة، والقمح، والدخُن، والذرة.

علاقة الأساس الفسيولوجى لتحمل الملوحة بالاتجاه الذى يسلكه المربى فى تربية المحصول

يتوقف الاتجاه الذى يسلكه المربى لتحسين تحمل نباتاته للملوحة (أو الأساس الفسيولوجى المناسب لصفة تحمل الملوحة) على تركيز الأملاح فى الوسط أو البيئة التى يُراد زراعة تلك النباتات فيها، كما يلى:

١- عندما تتوفر الأملاح فى البيئة بصورة غير عادية، ولكن بتركيزات منخفضة نسبيًا:

يكون تحقيق التوازن الأسموزى مع الأملاح الخارجية — فى هذه الحالة — مقبولاً أيضًا؛ ذلك لأن ضرر الملح — عندما يوجد بتركيزات منخفضة فى البيئة الخارجية — يرجع أساسًا إلى امتصاصه بكميات كبيرة، ثم انتقاله إلى مختلف الأنسجة النباتية. ويؤدى مجرد الحد من امتصاص الملح — فى هذه الحالة — إلى زيادة تحمل النبات للملوحة. ويعد الأرز والذرة من المحاصيل التى تستجيب لهذا الاتجاه فى التربية.

٢- عندما تتواجد الأملاح بتركيزات متوسطة:

لا يكفى مجرد التمييز ضد أيونى الصوديوم والكلور فى الامتصاص عندما يتواجدان فى المحلول الأرضى بتركيزات عالية، بل ينبغى أن يكون النبات قادرًا على تحقيق

توازن أسموزى مع الكميات التى تُمتص منهما، والتى يتعين فصلها فى الفجوات العصارية، مع زيادة تركيز المركبات العضوية الذائبة فى السيتوبلازم لتحقيق التوازن المطلوب. ويعد الشعير والقمح وجنساهما (*Hordeum*، و *Triticum*) من النباتات التى تستجيب لهذا الاتجاه فى التربية لتحمل الملوحة، ولكن يحد من التقدم فى التربية — فى تلك الحالات — أن قدرة هذه النباتات على تكوين مزيد من الفجوات العصارية الكبيرة محدودة.

٣- عندما تتواجد الأملاح فى البيئة الخارجية بتركيزات عالية:

يتعين فى هذه الحالات أن تكون النباتات قادرة على تخصيص حجيرات للأملاح مفصولة عن السيتوبلازم، كما فى النباتات العصيرية، أو أن يوجد فيها غدد ملحية للتخلص من الأملاح الزائدة. وخاصة فى النباتات غير العصيرية السريعة النمو. وهذه النباتات تكون بطبيعتها من المحبة للملوحة (Yeo & Flowers ١٩٨٩).

مزارع الأنسجة واستخداماتها فى الانتخاب لتحمل الملوحة

استخدمت تقنيات مزارع الأنسجة بنجاح فى الحصول على سلالات خلايا متحملة للملوحة فى عديد من الأنواع النباتية، مثل التبغ، والبرسيم الحجازى، والأرز، والذرة، والسورجم. وقد أدى اكتساب صفة القدرة على تحمل الملوحة فى سلالات الخلايا — فى كثير من الأحيان — إلى فقد تلك الخلايا لقدرتها على تجديد النمو، كما لم تكن النباتات — التى أمكن الحصول عليها أحيانًا — من سلالات الخلايا المتحملة للملوحة العالية .. لم تكن تلك النباتات متحملة للملوحة، ولم يحصل على تلك الصفة فى نباتات كاملة مع توريثها للنسل إلا فى حالات قليلة.

أمثلة على حالات تحمل الملوحة

نقدم فى جدول (١٠-٣) بعض الأمثلة على حالات تحمل الملوحة التى ظهرت كتباينات فى مزارع الأنسجة.

جدول (١٠-٣): أمثلة لحالات انتخاب لسلالات خلايا كانت قادرة على تحمل الملوحة فى مزارع الأنسجة، وأمكن تجديد نموها وظهرت الصفة فى النباتات الكاملة وانتقلت إلى أنسالها (عن Chawla ٢٠٠٠).

النوع المحصولى	الجزء النباتى المستخدم فى مزارع الأنسجة	الملح المستخدم والتركيز (جم/لتر)
الأرز	الكالس الجنينى	كلوريد الصوديوم (١٠، ٢٠)
	البذور المكتملة التكوين	كلوريد الصوديوم (١٥)
القمح	الجنين غير المكتمل التكوين	كلوريد الصوديوم (٢-٧)
	الجنين المكتمل التكوين	كلوريد الصوديوم (٥)
لفت الزيت	الفلقات	كلوريد الصوديوم (٧,٥-١٠)
	الأجنة الجسمية	كلوريد الصوديوم (حتى ١٢,٥)
	الأجنة الناتجة من الـ microspores	كلوريد الصوديوم (٦-٧)
Vigna radiata	الفلقات من بادرات المزارع	كلوريد الصوديوم (حتى ١٥٠ مللى مول)
البرسيم الحجازى	الكالس الناتج من الأجنة غير المكتملة التكوين	كلوريد الصوديوم (١٠)
التبغ	البروتوبلاست الأحادى	كلوريد الصوديوم (١١,٧)
الكتان	الكالس	ملح كبريتات (٢٦,٨)

ومن بين الحالات الأخرى التى انتخبت فيها تباينات مزارع متحملة للملوحة، ما يلى (عن Remotti ١٩٩٨):

النوع النباتى	معاملة الانتخاب
Beta vulgaris	٧,٦ جم/لتر أملاح
Brassica juncea	٥-٢٠ جم/لتر كلوريد صوديوم
Citrus sinensis	٢,٩٢ جم/لتر كلوريد صوديوم
Coleus blumei	٥,٢٥ جم/لتر كلوريد صوديوم
Colocasia esculenta	أملاح مختلفة
Hordeum vulgare	١٠ جم/لتر كلوريد صوديوم
Linum usitatissimum	٢,٥-٣٪ أملاح
Medicago sativa	١٠ جم/لتر كلوريد صوديوم

النوع النباتى	معاملة الانتخاب
Nicotiana tabacum	٨,٨–٣٣,٤ جم/لتر كلوريد صوديوم
Oryza sativa	١٠–٢٠ جم/لتر كلوريد صوديوم
Poncirus trifoliata	٥–١٠ جم/لتر كلوريد صوديوم
Sorgum bicolor	٥ جم/لتر كلوريد صوديوم

كذلك عزلت سلالات خلايا ذات قدرة أكبر على تحمل الملوحة من عديد من الأنواع النباتية (جدول ١٠–٤)، كما تبين ثبات صفة التحمل أثناء الانقسام الميتوزى فى عديد من الدراسات، والتى أمكن فى بعضها تجديد النمو بتكوين الأجنة أو النباتات. ويجب أن نتذكر أن الافتراض الرئيسى فى هذه النوعية من الدراسات هو أن الأساس الفسيولوجى لصفة تحمل الملوحة يتشابه – جزئيًّا على الأقل – على مستوى الخلوى مع نظيره فى النباتات الكاملة النمو.

إن أهم الاستنتاجات التى يمكن استخلاصها من جدول (١٠-٤) ما يلى:

١ – أظهر الانتخاب لتحمل الملوحة فى مزارع الخلايا (الكالس والمعلقات) فاعلية كبيرة فى كل من النباتات وحيدة الفلقة وذوات الفلقتين، والحولية والمعمرة، التى تنتمى لعائلات كثيرة متنوعة.

٢ – أضيف الملح فى معظم الحالات إلى نسيج كالس أو إلى معلقات خلايا سبق تحضيرها.

٣ – اعتمد نجاح انتخاب سلالات خلايا متحملة للملوحة – غالبًا – على التباينات التى تحدث طبيعيًّا، ولم يكن تأثير استعمال العوامل المطفرة فى المزارع بذى أهمية كبيرة. هذا .. ويذكر بعض الباحثين أن كلوريد الصوديوم – فى حد ذاته – قد يحفز تكوين تباينات المزارع.

٤ – وجدت علاقة إيجابية بين زيادة إنتاج البرولين والقدرة على تحمل الملوحة فى بعض الأنواع.

٥ – تفيد أقلمة المزارع على الضغط الأسموزى المرتفع باستعمال البوليثيلين جليكول

جدول (١٠-٤): تباينات المزارع المتحملة للملوحة، وظروف الزراعة، وتجديد النمو وانتقال الصفة للنسل جنسيًا (عن Tal ١٩٩٠).

مسلسل	النوع	المزرعة[أ]	الملح أو الأملاح والتركيز (mM)[ب]	التعريض للملح OS: دفعة واحدة G: تدريجى	الثبات فى بيئة خالية من الملح T: عدد النقلات G: عدد الأجيال	تجديد النمو (R_0)[جـ]	تحمل الـ R_0	الانتقال الجنسى
١	*Avena sativa*	كالس	١٧٠	G		+ (نباتات)		
٢	*Brassica napus*	كالس	(Na_2SO_4)١٧٦	OS، و G		+(جذور)		
٣	*B. napus*	كالس	(Na_2SO_4)١٤٠		(T ١٣)+			
٤	*Capsicum annuum*	كالس ومعلق	١٧١، و ٣٤٢	OS	(T ٣)+			
٥	*Pisum sativum*	كالس ومعلق	(M)٤٢٧	G، و OS		+(جذور)		
٦	*Cicer arietinum*	كالس	(H)١٠٠	OS	(T ٣)+			
٧	*Citrus sinensis*	كالس ومعلق	(M)٢٠٠	G	(T ٣)+	+(أجنة) ونباتات		
٨	*C. aurantium*	كالس ومعلق	(M) ١٥٠	G	(T ٣) +	+(أجنة)		
٩	*Colocasia esculenta*	كالس ومعلق	ماء بحر تركيبى	G		+(نباتات)		
١٠	*Datura innoxia*	كالس (1n)	١٧١	OS	+(شهر واحد)	+(نباتات)	+(كالوس)	
١١	*Daucus carota*	كالس				+(نباتات)	+	
١٢	*D. carota*	كالس	ماء بحر تركيبى					
١٣	*D. carota*	معلق (1n)	DR → SR	G				
١٤	*Glycine max*	1n	$(NaNO_3)$٦٤					
١٥	*Ipomoea batatas*	معلق	١٧١	OS	(T ٣) +			
١٦	*Kickxia ramossima*	أنواع مختلفة	٢٤٠		(T ٣)+	+(نباتات)		
١٧	*Linum usitatissimum*		أملاح كبريتات	OS		+(نباتات)	+	+
١٨	*Lycopersicon esculentum*	معلق	DR → SR					
١٩	*L. esculentum*	فلقات	١٢٨	OS	+ (نموات)			
٢٠	*Medicago sativa*	كالس ومعلق	(H)١٧١	OS		+(نباتات)		
٢١	*M. sativa*	معلق				+(نباتات)	−	
٢٢	*M. sativa*	كالس	٨٥، و ١٧١	G	(T ٤)+	+(نباتات)		

تابع جدول (١٠-٤):

مسلسل	النوع	المزرعة[أ]	الملح أو الأملاح والتركيز (mM)[ب]	التعرض للملح OS: دفعة واحدة G: تدريجي	الثبات في بيئة خالية من الملح T: عدد النقلات G: عدد الأجيال	تجديد النمو (R_0)[جـ]	تحمل الـ R_0	الانتقال الجنسي
٢٣	*Nicotiana sylvestris*	معلق (1n)	١٧١	G				
٢٤	*N. Sylvestris*	كالس ومعلق	١٧١، و ٣٤٢	OS	+(T ٣)			
٢٥	*N. tabacum*	معلق	(M)١٥٠	G		+(نباتات)	+	+
٢٦	*N. tabacum*	معلق وكالس	(SR→DR)١٣٠	G				
٢٧	*N. tabacum*	معلق	١٧١	G	- (Tواحد)			
٢٨	*N. tabacum*	معلق	٦٠٠، و ٧٧٠	G				
٢٩	*N. tabacum*	معلق	٤٢٨	G	+ (G ١٠٠)	+(نباتات)	+	+
٣٠	*N. tabacum*	معلق	٢٠٠، و ٥٠٠	G	+ (G ٢٤، و G ٥٦)			
٣١	*N. tabacum*	كالس	(Na_2SO_4)٧٠	OS		+(نباتات)	+	+
٣٢	*N. tabacum*	معلق	Sjelenocystine، وSelenomethioine					
٣٣	*Oryza sativa*	كالس ومعلق	٢٥٦، و ٣٤٢ (H)					
٣٤	*O. sativa*	كالس	ماء بحر	OS			+	+
٣٥	*Pennisetum americanum*	معلق جنيني	٢٠٠	G	+(T ٧)	+(أجنة)		
٣٦	*P. purpureum*	كالس جنيني	٢١٤، و ٣٤٢(H)	OS، و G	–	+ (نباتات)	–	
٣٧	*P. purpureum*					+ (نباتات)	+	
٣٨	*P. purpureum*	كالس	٣٤٢	OS	+	+ (نباتات)	+	
٣٩	*Saccharum*	معلق وكالس	(H)٢٥٧	G				
٤٠	*Solanum melongena*	كالس	١٧١ (H)	G	+ (٤شهور)			
٤١	*S. tuberosum*	معلق(2n)	(M)					

تابع جدول (١٠-٤):

مسلسل	النوع	المزرعة(أ)	الملح أو الأملاح والتركيز (mM)(ب)	التعرض للملح OS: دفعة واحدة G: تدريجى	الثبات فى بيئة خالية من الملح T: عدد النقلات G: عدد الأجيال	تجديد النمو (R_0)(جـ)	تحمل الـ R_0	الانتقال الجنسى
٤٢	*S. tuberosum*	كالس ومعلق	($DR \rightarrow SR$)	G، و OS	(T_0)+			
٤٣	*Sorghum bicolor*	كالس	٨٦	OS		+ (نباتات)		+؟
٤٤	*Triticum aesativum*	كالس جنينى	١٠٣	G		+ (نباتات)		
٤٥	*Vitis rupensis*	كالس ومعلق	١٥٠	OS، و G	(T ٣)+	+ (أجنة)		
٤٦	Colt cherry	كالس وبروتوبلاست	٢٠٠(NaCl)، KCl، و Na_2SO_4)	OS		+ (نباتات)		
٤٧	*O. sativa*	كالس	٣٤٢ (M)	OS		+ (نباتات)		+

أ – الأنواع ١ إلى ٣٤: كونت كالس فى بيئة ملحية؛ النوع ٣: سلالات الخلايا التى أنتجت برولين بكثرة كانت أكثر تحملاً لكبريتات الصوديوم؛ النوع ٤١: سلالات الخلايا المقاومة للـ hydroxyproline أظهرت تحملاً أكبر لكل من كلوريد الصوديوم والصقيع.

ب – كان الملح المستخدم هو NaCl إلا إذا ذكر خلاف ذلك. التركيز المشار إليه هو إما التركيز الوحيد الذى تم استعماله أو أعلى تركيز استعمل فى سلسلة من التركيزات. M تعنى معاملة لاستحداث الطفرات mutagenic treatment. $SR \rightarrow DR$، و $DR \rightarrow SR$ تعنى أن الخلايا المتأقلمة على الملوحة عرضت لشد جفافى أو العكس. H تعنى استجابة الخلايا كانت مماثلة لاستجابة الأنواع المحبة للملوحة halophytic response.

جـ – النوع ٢٠: كانت النباتات متقزمة وضعيفة وبطيئة النمو؛ النوع ٢٢: الشكل المظهرى للنباتات غير طبيعى، مع عدم توازن كروموسومى وعقم؛ النوع ٢٦: شيخوخة وموت مبكرين؛ ٢٨: تباين فى القدرة على تحمل كلوريد الصوديوم بين أجزاء الجنين، و ٢٩: صفات كثيرة متغيرة، و ٣٤: ضعف الخصوبة وعدم ثبات صفة التحمل، والنوع ٤٣: فقدت نباتات أثناء أقلمتها، وكان بعضها ألبنيو، وكانت الخضراء ضعيفة الخصوبة.

أو الملى بيوز milibiose– قبل تعريضها لتركيزات عالية من الأملاح – يفيد ذلك فى زيادة فرصة عزل سلالات خلايا متحملة للملوحة.

٦ – بناء على دراسات أجريت على مزارع خلايا التبغ فإن التركيز المعتدل من ملح الطعام (١٧١ مللى مولار) يؤدى إلى عزل سلالات متأقلمة على الملوحة تكون قادرة على العودة إلى حالتها الطبيعية بمجرد وقف التأثير الملحى؛ هذا .. بينما يؤدى تعريض المزارع إلى تركيز عالٍ من نفس الملح (٤٢٨ مللى مولار) إلى عزل سلالات على درجة عالية من تحمل الملوحة نتيجة للجمع ما بين خاصيتى التأقلم (وهى التى تفقد بزوال المؤثر) وازدياد فى أعداد الخلايا المتحملة وراثيًّا للملوحة من بين تلك التى كانت متواجدة طبيعيًّا فى مزرعة الخلايا منذ البداية، وهى خاصية لا تفقد عند تجديد نمو الخلايا وزوال المؤثر.

٧ – تضاربت آراء الباحثين بشأن كيفية تعريض مزارع الخلايا للتركيزات العالية من الأملاح .. أيكون مرة واحدة على صورة صدمة أسموزية، أم يجرى بصورة تدريجية؟ ولكن يعتقد بأن إعطاء المعاملة بالتركيز المرتفع مرة واحدة يزيد من نسبة الخلايا "المقاومة" على حساب الخلايا التى يحدث فيها "تأقلم" مؤقت.

٨ – كان مقياس تحمل التركيزات العالية من الأملاح فى معظم الدراسات هو أعداد الخلايا أو وزنها الطازج أو الجاف خلال فترة زمنية معينة؛ نظرًا لتأثر معدل النمو بمدى مقاومة الخلايا للملوحة أو تأقلمها عليها.

٩ – تُقاس خاصية ثبات القدرة على تحمل الملوحة بتجديد زراعة المزرعة عدة مرات فى بيئة خالية من الملح، ثم إعادة زراعتها فى وجود الملح، علمًا بأن هذا الاختبار يميز بسهولة بين خاصيتى "المقاومة" و "التأقلم"؛ نظرًا لأن الأخيرة تفقد سريعًا خلال فترة تجديد النمو فى غياب الملح.

١٠ – على الرغم من السهولة التى يتم بها عزل سلالات خلايا متحملة للملوحة العالية، فإن نسبة ما أمكن تجديد النمو منها قاربت من النصف، بينما لم تنتقل تلك الخاصية جنسيًّا – عن طريق البذور – سوى فى حالات قليلة فقط، ويعد السبب

الرئيسى فى ذلك هو تردى نمو النباتات التى يتجدد نموها من تلك المزارع وانخفاض نسبة الخصوبة فيها. وبينما يكون من الصعوبة بمكان الاحتفاظ بالنباتات التى تعانى من الاضطرابات الكروموسومية بما تسببه من مشاكل فى النمو والخصوبة، فإن كثيرًا من حالات اضطرابات النمو الأخرى قد ترجع إلى أسباب تقنية تتعلق بالبيئات المستخدمة ومكوناتها وظروف عمليات تجديد النمو والأقلمة، وهى أمور يمكن — غالبًا — التحكم فيها (عن Tal ١٩٩٠).

هذا .. ومازالت الجدوى الاقتصادية للنباتات المتحملة للملوحة المنتخبة من مزارع الأنسجة أمرًا مجهولاً، حيث لا يعرف على وجه التحديد الثمن الذى يدفعه النبات — فى صورة نقص فى معدل النمو — عندما يُصبح متحملاً للشدِ الملحى (عن Remotti ١٩٩٨).

طريقة معاملة المزارع بالأملاح لأجل الانتخاب لتحمل الملوحة

تتباين آراء الباحثين بشأن طريقة معاملة مزارع الأنسجة بالأملاح لأجل الانتخاب لتحمل الملوحة بين من يرى ضرورة إجراء المعاملة بالتركيز المطلوب (وهو الذى يكفى لقتل ٥٠–٩٥٪ من الخلايا) مرة واحدة، ومن يرى ضرورة الوصول لهذا التركيز بصورة تدريجية. يدافع أصحاب الرأى القائل بضرورة تعريض المزرعة للتركيز الملحى العالى مرة واحدة بأن ذلك يسمح بقصر الانتخاب على الخلايا ذات القدرة العالية على تحمل الملوحة، بينما يعطى تعريض المزرعة لتركيزات متزايدة من الأملاح الفرصة للخلايا لأن تتأقلم على الملوحة العالية — وهو أمر يحدث بصورة طبيعية عند التعرض التدريجى لأى شدٍّ بيئى — وبذا .. فإن كثيرًا من الخلايا الحساسة أصلاً للملوحة العالية قد يتم انتخابها على أنها متحملة. هذا .. بينما يرى أصحاب الرأى الثانى أن التعرض الفجائى للتركيز العالى من الأملاح قد لا يعطى الخلايا ذات القدرة الوراثية العالية على تحمل الملوحة الفرصة لأن تهئ نفسها لتحمل تلك التركيزات الملحية العالية؛ فتموت قبل أن تُظهر تلك القدرة. ولا شك أن ترجيح أحد الرأيين على الآخر يتطلب فهمًا أفضل لظاهرة التأقلم (عن Gulati & Jaiwal ١٩٩٧).

إن الانتخاب لتحمل الملوحة فى مزارع الأنسجة يؤدى — فى كثير من الأحيان — إلى حدوث تأقلم مؤقت للتركيزات العالية من الأملاح؛ حيث تكون الخلايا قادرة على تخزين الملح الزائد فى الفجوات العصارية، وتحتفظ بقدرتها على البقاء بتعديل الضغط الأسموزى. ويؤدى هذا التأقلم إلى تقليل الانقسام الخلوى وزيادة مدته. وفى إحدى الدراسات حُصل على سلالات خلايا تبغ متحملة لتركيز ١٠ جم/لتر من كلوريد الصوديوم، ولكنها عادت إلى حالتها الطبيعية باختفاء حالة الشدّ الملحى. وبزيادة تركيز كلوريد الصوديوم إلى ٢٥جم/لتر حُصل على سلالات متحملة للملوحة وثابتة (Jain ٢٠٠١).

وتتأثر الاستجابة للشدّ الملحى فى مزارع الأنسجة بكل من العوامل التالية:

١ — نوع الملح المستخدم.

٢ — مدة التعرض للشدّ الملحى.

٣ — تركيب بيئة الزراعة.

٤ — الظروف البيئية التى تتعرض لها المزرعة.

٥ — مصدر الجزء النباتى المستخدم فى الزراعة (الـ explant).

٦ — تركيز المعلق الخلوى.

٧ — مرحلة النمو الزرعى.

وللتفاصيل المتعلقة بدور كل واحد من تلك العوامل .. يراجع Gulati & Jaiwal (١٩٩٧).

مستوى التعبير عن تحمل الملوحة .. التعبير على المستويين الخلوى والنبات الكامل

عند الانتخاب لتحمل الملوحة فى مزارع الأنسجة يجب أن تكون خاصية التحمل فى النباتات المكتملة النمو قائمة على أساس خلوى، أى أن تكون تلك الخاصية متماثلة على كل من المستويين: الخلوى والنبات الكامل، وهو أمر قد لا يتحقق فى كثير من الحالات، ولعل ذلك هو السبب فى أن الانتخاب لتحمل الملوحة فى مزارع

الأنسجة لا يقود — غالبًا — إلى تحسين تلك الخاصية فى النباتات البالغة (Dracup ١٩٩٣).

وعندما يوجد ارتباط موجب بين تحمل مزارع الخلايا للملوحة وتحمل النبات الكامل، فإن ذلك يكون دليلاً على اعتماد كليهما على خاصية واحدة مشتركة تكون هى المسئولة عن تحمل الملوحة. ولكن عندما يكون الارتباط سالبًا — كأن يكون النبات الكامل متحملاً للملوحة، بينما تكون الخلايا المفردة حساسة — فإن ذلك يكون دليلاً على أن خاصية تحمل الملوحة تعتمد على انتظام الخلايا على صورة أنسجة والأنسجة على صورة أعضاء فى النبات الكامل.

ومن الأمثلة التى حُصل فيها على مختلف حالات الارتباط بين تحمل الملوحة فى كل من النبات البالغ وسلالات الخلايا، ما يلى (عن Tal ١٩٩٠).

١ — الارتباط موجب.

أ — النبات مُتحمل والخلايا متحملة: *Lycopersicon pennellii*، و *L. peruvianum*، والبنجر، والبرسيم الحجازى، ولفت الزيت.

ب — النبات حساس والخلايا حساسة: الطماطم، والفاصوليا، والشعير.

٢ — الارتباط سالب.

أ — النبات مُتحمل والخلايا حساسة: *L. pennellii*.

ب — النبات حساس والخلايا متحملة: الفاصوليا، والأرز.

الأساس الفسيولوجى لتحمل الملوحة المنتخبة فى مزارع الأنسجة

يتراكم البرولين فى مزارع أنسجة كلا من النباتات العادية glycophytic، والنباتات المحبة للملوحة halophytic عندما تتعرض لتركيزات عالية من أى من كلوريد الصوديوم أو كبريتات الصوديوم. وتؤدى إضافة البرولين إلى بيئات زراعة الأنسجة المحتوية على تركيزات ملحية عالية إلى تحفيز نمو وبقاء الخلايا والأنسجة والنباتات الكاملة. ويستدل من ذلك على أن البرولين ربما يوفر الحماية للأنسجة النباتية من حالات الشدّ الملحى

بالعمل كمركب خازن للنيتروجين، وكمحلول أسموزى، وكحامٍ للإنزيمات والتركيب الخلوى. ولذا .. فإن الطفرات التى تُنتج البرولين بوفرة ربما تكون أكثر تحملاً للملوحة. وقد أمكن عزل طفرات كهذه بتعريض الخلايا لنظائر البرولين proline analogues، التى تسبب تثبيطًا لعمل الإنزيمات المنظمة لتمثيل البرولين. كما قد يُنتج البرولين بوفرة نتيجة لزيادة نشاط الإنزيمات المسئولة عند تمثيله، أو تثبيط الإنزيمات التى تعمل على تحلله.

ولقد أمكن الحصول على قدر أكبر من المقاومة للملوحة العالية فى سلالات خلايا طفرية يتراكم فيها البرولين فى عديد من الأنواع النباتية، منها: الشعير، والجزر، والبطاطس، و *Nicotiana sylvestris*، و *Vigna radiata*، و *Arabidopsis thaliana*. ووجد أن سلالات القمح التى كانت مقاومة للهيدروكسى برولين hydroxyproline تراكم بها البرولين بتركيزات وصلت إلى ١٧ ضعف التركيز العادى وكانت متحملة للصقيع. هذا .. إلاّ أن سلالات الأرز المقاومة للهيدروكسى برولين والتى تراكم فيها البرولين بتركيزات وصلت إلى ١٥–٣٠ ضعف التركيز العادى لم تكن متحملة للشدّ الناتج من أى من الملوحة، أو المانيتول، أو الـ PEG، أو الصقيع.

وقد انتخبت تباينات مزارع من *Brassica juncea* كانت ذات محتوى أعلى من البرولين الحر تحت ظروف الشدّ الملحى عن النباتات الأصلية، وكانت تلك الزيادة فى مستوى البرولين راجعة إلى زيادة فى نشاط الإنزيم pyrroline-5-carboxylate reductase الذى يحفز الخطوة الأخيرة فى مسار تمثيل البرولين.

وعلى خلاف ما تقدم بيانه .. فإن السلالات المتحملة للملوحة من كل من *N. sylvestris* والباذنجان لم يتراكم بها البرولين بدرجة أكبر عما فى السلالات غير المنتخبة؛ بما قد يعنى أن البرولين لا يلعب دورًا فى عملية الأقلمة على الشدّ الملحى (أو البيئى عمومًا)، وأنه ربما يكون مجرد مظهر من مظاهر الشدّ (عن Gulati & Jaiwal ١٩٩٧).

كذلك لوحظ فى بعض تباينات المزارع المتحملة للملوحة تراكمًا فى بروتين معين (٢٤ كيلودالتون) أطلق عليه اسم أوزموتين ١ (Osmotin-I)، وفى حالات أخرى كانت صفة التحمل مصاحبة بتغيرات إنزيمية، أو بتواجد تركيز عالٍ من البرولين. كذلك وجدت حالات تتحمل الملوحة العالية نَشَطَت فيها جينات استبعاد الكلورين chlorine-excluder genes، وتواجدت فيها مركبات حامية من الضغط الأسموزى العالى (osmoprotectants) مثل الجليسين بيتين glycene-betaine (عن Remotti ١٩٩٨).

وللإطلاع على نتائج مزيد من الدراسات التى أجريت فى هذا المجال .. يراجع — كذلك — Gulati & Jaiwal (١٩٩٧).

تقييم النباتات لتحمل الملوحة

يُواجه المربى الذى يهتم بتحسين تحمل النباتات للملوحة بمشكلة كبرى، وهى أن صفة التحمل ليست صفة بسيطة، وإنما هى محصلة لعدة صفات تعتمد على أسس فسيولوجية مختلفة يصعب — غالبًا — تحديدها. إن الشكل الظاهرى النهائى للنبات (والمتمثل فى استجابته للملوحة) ربما لا يكون دليلاً على قيمته الوراثية الحقيقية — بالنسبة لتحمله للملوحة — لأن الصفات المفيدة يمكن أن يختفى دورها فى وجود عوامل أخرى؛ فيبدو النبات حساسًا.

إن تقييم النباتات لتحمل الملوحة — بزراعتها فى وسط ملحى — قد يترتب عليه إظهار بعض الاختلافات المورفولوجية المتوفرة، ولكن عدم ظهور اختلافات مورفولوجية لا يعنى عدم وجود تباينات مفيدة. ومن الأهمية بمكان التعرف على تلك التباينات؛ ليمكن جمعها فى تركيب وراثى واحد (Yeo & Flowes ١٩٨٩).

صعوبات التقييم لتحمل الملوحة

يواجه الانتخاب المباشر للتراكيب الوراثية المتحملة للملوحة — التى تقيم فى ظروف الحقل الطبيعية — مشاكل عدة، منها: عدم تجانس التربة فى ملوحتها، والتأثير الكبير

للعوامل البيئية على استجابة النباتات للملوحة، والطبيعة الكمية لوراثة تحمل الملوحة، وتباين مراحل النمو النباتية — في التركيب الوراثي الواحد — في تحملها للملوحة؛ فمثلاً .. تزداد خاصية تحمل الملوحة في كل من الطماطم والشعير والذرة والأرز والقمح بزيادة عمر النبات. كما وجد أن مواقع جينات الصفات الكمية quantitative trait loci (اختصارًا: QTLs) المصاحبة لتحمل الملوحة في مرحلة الإنبات في الشعير والطماطم والـ *Arabidopsis* تختلف عن المواقع المصاحبة لتحمل الملوحة في مرحلة مبكرة من النمو، ولم تُظهر النباتات التي انتخبت لقدرتها على الإنبات في الملوحة العالية تحملاً مماثلاً للملوحة أثناء النمو الخضري (عن Yamaguchi & Blumwald ٢٠٠٥).

إن من أبرز مشاكل تقدير القدرة على تحمل الملوحة تباينها باختلاف مرحلة النمو. فالأرز — على سبيل المثال — يُعد حساسًا للملوحة خلال مرحلتي البادرة والإزهار، وبنجر السكر يعد متحملاً للملوحة خلال مراحل النمو المتأخرة، ولكنه حساس أثناء الإنبات، والذرة يعد متحملاً أثناء الإنبات، ولكنه أكثر حساسية خلال مرحلة البادرة، وتقل تلك الحساسية خلال مرحلة تكوين الكوز والحبوب. ولم تكن جهود تقييم تحمل الملوحة على أساس التحمل خلال إنبات البذور وبزوغ البادرات .. لم تكن ناجحة بصورة عامة؛ فالتحمل في أحد مراحل النمو لا يرتبط بالتحمل في مرحلة أخرى، ويتعين تحديد مصادر التحمل في مختلف مراحل النمو، ثم محاولة الجمع بينها في تركيب وراثي واحد.

كذلك تزداد صعوبة عملية التقييم لتحمل الملوحة بسبب التفاعل بين مختلف الصفات الكمية — التي تُعد دلائل لقياس تحمل الملوحة — والعوامل البيئية، والتي من أهمها: الحرارة، والرياح، والرطوبة النسبية، والضوء، والتلوث. فالحرارة العالية والرطوبة النسبية المنخفضة قد يقللا من تحمل المحصول للملوحة بخفضهم لقيمة EC_t (الحد الحرج للملوحة الذي يبدا عنده الانخفاض الملحوظ في المحصول بزيادة مستوى الملوحة عنه)، وزيادة قيمة s (أي شدة انحدار الانخفاض في المحصول مع زيادة شدة

الملوحة)؛ بما يعنى حدوث انخفاضات فى جوهرية فى المحصول فى مستويات منخفضة نسبيًا من الملوحة.

ومن العوامل البيئية الأخرى التى يمكن أن تؤثر فى تقديرات تحمل الملوحة مستويات ثانى أكسيد الكربون المرتفعة والأوزون. إن الملوحة تجعل ثغور الورقة تحد من حجم الهواء المتبادل مع البيئة الخارجية؛ الأمر الذى يُحسِّن — عادة — من كفاءة استخدام المياه إلى حد ما، ولكنه يقلل من كمية ثانى أكسيد الكربون التى يمكن للنبات تثبيتها لأجل النمو. وربما تؤدى زيادة تركيز ثانى أكسيد الكربون فى الهواء الجوى إلى معادلة الانخفاض فى كمية الهواء المتبادل، بحيث تبقى كمية ثانى أكسيد الكربون التى تصل للأنسجة النباتية عند معدلاتها الطبيعية. كذلك فإن نقص تبادل الغازات بفعل الملوحة يقلل من وصول ملوثات الهواء مثل الأوزون — حال وجودها — إلى الأنسجة النباتية، وبذا .. يقل أى تأثير سلبى للملوحة (Shannon ١٩٩٧).

كذلك فإن تحمل الملوحة يزداد فى ظروف الإضاءة الضعيفة عما فى الإضاءة القوية، وكذلك عند انخفاض تركيز الأكسجين الذى يؤدى — عند زيادة الملوحة — إلى إضعاف النمو النباتى (Hale & Orcutt ١٩٨٧).

ويكون من الصعب دائمًا تقييم الأصناف والسلالات والعشائر الانعزالية تحت ظروف الحقل؛ بسبب تباين شدة الملوحة بين أجزاء الحقل الواحد، والتفاعل الذى يمكن أن يحدث مع مختلف العوامل البيئية. ولذا .. فإن التقييم يجرى غالبًا فى مساحات صغيرة (small plots) يتم التحكم فيها، وإن كان ذلك لا يفيد – غالبًا – فى تقييم المحصول.

العمر المناسب للتقييم

قيم الباحثون النباتات لتحمل الملوحة فى مراحل مختلفة من نموها؛ بدءًا بمرحلة تشبع البذرة بالماء، ومرورًا بإنباتها (فى الدراسات المختبرية)، وبزوغ البادرات من التربة، ومراحل نمو البادرات، وتكوين الخلفات، والنبات البالغ. ولا يوجد اتفاق بين

الباحثين حول العلاقة بين تحمل الملوحة ومرحلة النمو النباتى. ويمكن أن نجد فى داخل المحصول الواحد – مثل الشعير – اختلافات بين السلالات فى تحملها للملوحة فى مختلف مراحل نموها (Norlyn ١٩٨٠). كما أن طبيعة تحمل الملوحة – أى أساسها الفسيولوجى – يختلف باختلاف مرحلة النمو النباتى.

وقد أظهرت نتائج عديد من الدراسات أن الملوحة يمكن أن تقلل من سرعة إنبات البذور، بينما قد لا يكون لها تأثير فى نسبة الإنبات النهائية. كما أظهرت بعض النباتات تحملاً أكبر للملوحة فى طور البادرة عما فى مراحل النمو التالية، بينما كان العكس صحيحًا فى نباتات أخرى. ويصر بعض الباحثين على أن تحمل الملوحة فى مرحلة إنبات البذور هى أفضل دليل على تحمل النبات للملوحة؛ لأن عدم قدرة البذور على الإنبات فى وجود الملوحة يجعل أية قدرة محتملة لتحمل الملوحة – فى مراحل النمو اللاحقة لذلك – عديمة الجدوى إذا كانت زراعة النباتات فى أراض ملحية، أو كان ريها بمياه يرتفع فيها تركيز الأملاح منذ البداية (عن Ramage ١٩٨٠).

إن القدرة على تحمل الملوحة تزداد مع التقدم فى العمر فى عديد من النباتات، منها: الطماطم، والشعير، والذرة، والأرز، والقمح. ولذا .. فإنه يوصى بتقييم تحمل الملوحة وإجراء الدراسات الوراثية على تلك الصفة لكل مرحلة من مراحل النمو بصورة منفردة.

ونجد فى الطماطم أن الأصناف التجارية تكون شديدة الحساسية للملوحة خلال مرحلتى إنبات البذور والنمو المبكر للبادرات، وذلك حتى فى التركيزات المنخفضة من الأملاح (حوالى ٧٥ مللى مول كلوريد صوديوم). تؤدى تلك الحالة إلى صعوبة الاعتماد على الزراعة بالبذور فى الحقل مباشرة نظرًا لأن الأملاح تتركز فى الطبقة السطحية من التربة؛ مما يؤدى إلى تأخر الإنبات وتباينه ونقص نسبته؛ الأمر الذى يكون له انعكاسات سلبية على العملية الإنتاجية، ويحتم – غالبًا – اللجوء إلى زراعة البذور فى المشاتل، مع ما يعنيه ذلك من زيادة فى تكلفة الإنتاج (Foolad ٢٠٠٤).

وفى المقابل وجد فى عديد من المحاصيل أن تحمل الملوحة فى طور البادرات يعكس — كذلك — قدرة على التحمل فى النباتات البالغة، وأمكن الاستفادة من تلك الحقيقة بنجاح كوسيلة للانتخاب لتحمل الملوحة فى كل من الذرة، والدخُن اللؤلؤى، والبرسيم الحجازى، وسبعة من محاصيل المراعى (عن Rao & McNeilly ١٩٩٩).

الرى بمياه البحر لتقييم تحمل النباتات للملوحة

يحتوى ماء البحر على تركيزات منخفضة جدًّا من عنصرى النيتروجين والفوسفور، وكميات وافرة من عنصرى البوتاسيوم والكالسيوم، وتركيزات عالية من عنصرى المغنيسيوم والكبريت. ولكن الصفة المميزة الواضحة لمياه البحر هى احتواءها على تركيز عالٍ جدًّا من عنصرى الصوديوم والكلور يصل إلى نحو ٠,٥ مولار كلوريد صوديوم. ومن جميع هذه العناصر .. فإن الصوديوم ليس من العناصر الضرورية للنباتات الراقية، بينما يعد الكلور من العناصر الصغرى (جدول (١٠–٥).

وبالمقارنة بمياه البحر .. فإن المحلول الأرضى يكون فى معظم الأراضى مخففًا، ويمثل تركيز الأيونات فيه محصلة النقص فى تلك العناصر الناشئ عن امتصاص النبات لها، والزيادة الناشئة عن تيسرها من صورها غير الذائبة فى التربة. وتتأثر تلك المحصلة بعديد من العوامل، مثل: الأمطار، والرى، والتسميد، ونشاط الجذور والكائنات الدقيقة التى تعيش فى التربة. أما المحاليل المغذية .. فإنها تحتوى على تركيزات عالية — بالتركيز المناسب للنمو النباتى — من جميع العناصر الضرورية للنبات (جدول (١٠–٦).

الرى بمحاليل ملحية مجهزة لتقييم تحمل النباتات للملوحة

لم يقتصر تقييم النباتات لتحمل الملوحة على استعمال كلوريد الصوديوم فقط فى وسط النمو؛ حيث استخدمت أيضًا أملاح كلوريد الكالسيوم، وكلوريد البوتاسيوم، وكبريتات البوتاسيوم، وكلوريد المغنيسيوم، وكبريتات المغنيسيوم، وكربونات الصوديوم،

وبيكربونات الصوديوم، وكبريتات الصوديوم. وقد استخدمت تلك الأملاح إما منفردة، وإما فى توافيق مختلفة مع كلوريد الصوديوم، وإما مع بعضها البعض.

جدول (١٠-٥): متوسط تركيز مختلف العناصر فى مياه البحر (عن Cooper ١٩٨٢).

العنصر	التركيز (جزء فى المليون)
النيتروجين	٠,٥
الفوسفور	٠,٠٥
البوتاسيوم	٣٨٠
الكالسيوم	٤٠٠
المغنيسيوم	١٢٧٠
الحديد	٠,٠١
المنجنيز	٠,٠٠٥
البورون	٤,٦
النحاس	٠,٠٤
الموليبدنم	٠,٠٠١
الزنك	٠,٠١
الصوديوم	١٠٥٦٠
الكلور	١٨٩٨٠
الكبريت	٨٨٤
البروم	٦٥
الاسترونتيم	١٣
السيليكون	٢
الألومنيوم	١
الفلور	١,٤
اليود	٠,٠٥

جدول (١٠-٦): مقارنة بين تركيز العناصر المغذية الكبرى للنبات (بالجزء فى المليـون) فى المحلول الأرضى لتربة عادية، وفى محلول مغذ قياسي، وفى ماء البحر (عـن Epstein وآخـرين ١٩٧٩).

العنصر	المحلول الأرضى	المحلول المغذى	ماء البحر
البوتاسيوم	٣٠	٢٣٥	٣٨٠
الكالسيوم	٧٥	١٦٠	٤٠٠
المغنيسيوم	٧٥	٢٤	١٢٧٢
النيتروجين	١٠٠	٢٢٤	٠,٧-٠,٠٠١
الفوسفور	٠,٠١٥	٦٢	٠,١-٠,٠٠١
الكبريت	٣٨	٣٢	٨٨٤

كذلك درست استجابة النباتات للأملاح بزراعتها فى أراض ملحية، وبالرى بمياه ملحية تحتوى على تركيزات مختلفة من مختلف الأملاح. وتظهر النباتات — عادة — قدرًا أكبر من الحساسية للملح المنفرد عما تظهره لمجموعة من الأملاح التى تستخدم معًا. وربما كان ذلك بسبب عدم التوازن فى العناصر المغذية، والسمية التى قد تحدثها أيونات معينة عند استخدام ملح واحد منفرد فى التقييم لتحمل الملوحة (عن Ramage ١٩٨٠).

مقاييس تحمل الملوحة فى النباتات

الصفات التى يمكن إجراء الانتخاب على أساسها

إن التربية لتحمل الملوحة يمكن أن تجرى بالانتخاب لصفتين أساسيتين، هما: زيادة المقاومة لتثبيط النمو تحت ظروف الضغط الأسموزى العالى، وزيادة المقاومة لتراكم الملح بالنبات (Neumann ١٩٩٧).

وقد لا يكون مجرد النمو النباتى مجديًا لإجراء الانتخاب على أساسه لتحمل الملوحة، ويفضل — بديلاً عنه — الانتخاب لصفات محددة بسيطة، وقد يمكن — فيما بعد — تجميع تلك الصفات — معًا — فى تركيب وراثى واحد.

ومن أهم المقاييس التى استخدمت فى تقييم النباتات لتحمل الملوحة ما يلى:

١- معدل تشرب البذور بالماء معبرًا عنه بالزيادة فى وزن البذور، أو حجمها.

٢- نسبة الإنبات.

٣- سرعة الإنبات؛ علمًا بأن الملوحة تؤثر فى سرعة الإنبات بدرجة أكبر من تأثيرها فى نسبة الإنبات النهائية.

٤- بقاء البادرات حية تحت ظروف الملوحة.

٥- معدل نمو البادرات.

٦- الوزن الطازج للبادرات.

٧- تراكم المادة الجافة.

٨- النمو الجذرى والقمى.

٩- ارتفاع النبات.

١٠- القدرة على تكوين الخلفات.

١١- مساحة الأوراق.

١٢- موت الأوراق أو شيخوختها.

١٣- وزن المحصول الاقتصادى ومختلف مكوناته.

١٤- محتوى الأوراق من أيونا الصوديوم والكلوريد.

١٥- القدرة على امتصاص عنصر البوتاسيوم تحت ظروف الملوحة.

١٦- الحركة الدورانية للسيتوبلازم.

١٧- بلزمة الخلايا.

١٨- معدل التنفس.

١٩- القدرة على البقاء فى الظروف الملحية (عن Shannon ١٩٧٩، و Ramage ١٩٨٠).

ويجب أن يكون التقييم فى مرحلة معينة من النمو النباتى، وباستخدام مستوى معين من الأملاح، لا يكون تركيز الكالسيوم منخفضًا فيها. وبرغم أن النباتات التى تنتخب لتحمل الملوحة فى طور مبكر من النمو ربما لا تكون مقاومة فى مراحل أخرى متأخرة،

إلا أن التقييم فى مراحل النمو المتأخرة يستلزم وقتًا وجهدًا أكبر، ويكون أكثر تكلفة، ويتطلب طرقًا للتقييم أكثر تعقيدًا.

وبرغم أن عديدًا من المركبات العضوية الذائبة تتراكم فى السيتوبلازم – فى النباتات التى تتحمل الملوحة لدى تعرضها لظروف الملوحة – إلا أنه لا يمكن الاعتماد على تلك الخاصية كوسيلة روتينية للتقييم للملوحة فى مختلف الأنواع النباتية؛ لاختلافها فى أنواع المركبات التى تتراكم فيها، ولاختلاف الآراء حول كون تلك المركبات وسيلة من جانب النبات لزيادة قدرته على تحمل الملوحة، أم أنها تتكون بسبب الأضرار التى تحدثها الملوحة العالية.

ومن بين الصفات التى يعول عليها، ويمكن الانتخاب لتحمل الملوحة على أساسها، ما يلى:

١- تراكم الصوديوم أو الكلورين فى الأوراق، ونسبة البوتاسيوم إلى الصوديوم فيها.

لصفة تراكم الصوديوم أو الكلورين بالأوراق – مع الوقت – درجة عالية من التوريث، واستخدمت – بالفعل – فى تربية أصناف متحملة للملوحة من كل من الأرز والبرسيم الأبيض والبرسيم الحجازى. أما نسبة البوتاسيوم إلى الصوديوم العالية – وهى التى تستخدم أحيانًا كأساس للانتخاب – فقد يكون مردها إلى وجود اختلافات وراثية فى تنظيم امتصاص الصوديوم، وفى هذه الحالة لا يكون هناك داعٍ لأكثر من تقدير الصوديوم.

ونجد فى بعض الأنواع – مثل الأقماح الصلدة – أن تحمل الملوحة يرتبط بانخفاض قدرة بعض الأصناف على امتصاص الصوديوم، بينما نجد فى أنواع أخرى أن تحمل الملوحة يرتبط باستبعاد الكلورين من الأوراق.

٢- تقدير نشاط الـ NHX1، وهو Na^+/H^+ antiporer يعمل على تجميع الـ Na^+ فى الفجوات العصارية؛ بما يسمح بتراكم الصوديوم بالأوراق النباتية إلى تركيزات عالية دون الأضرار بها. وإنه لمن المعروف أن معظم الإنزيمات يُثبط نشاطها فى تركيزات لأيون الصوديوم تزيد عن ١٠٠ مللى مول، وهذا التركيز يعادل تقريبًا – ٠,٥ مللى مول/جم

وزن جاف (بافتراض محتوى مائى للورقة قدره ٥ جم H_2O لكل جرام مادة جافة). ويعنى ذلك أن الصوديوم لابد وأن يُحدد تواجده فى الفجوات العصارية — بعيدًا عن السيتوبلازم — حتى لا يؤثر فى الإنزيمات.

ولقد وجد أن من أهم خصائص النباتات المحبة للملوحة halophytes، مثل: *Atriplex spongiosa*، و *Suaeda maritima* هو قدرتها على تحديد تواجد الصوديوم فى فجواتها العصارية، حيث يصل تركيزه فى الأوراق إلى ٣,٥ مللى مول/جم وزن جاف (حوالى ٧٠٠ مللى مول)، علمًا بأن إنزيماتها لا تختلف فى حساسيتها للصوديوم — فى البيئات الصناعية — عن الإنزيمات المماثلة المستخلصة من نباتات حساسة للملوحة مثل الصوديوم والبسلة.

أما النباتات العادية بالنسبة للحساسية للملوحة (glycophytes) فإن بإمكانها تحديد تواجد الصوديوم فى الفجوات العصارية إلى حد ما، حتى يمكن أن يصل تركيزه إلى ١ مللى مول/جم وزن جاف (حوالى ٢٠٠ مللى مول). وفى القمح .. يصبح الصوديوم سامًّا إذا زاد تركيزه بالأوراق عن ١,٢٥ مللى مول/جم وزن جاف (حوالى ٢٥٠ مللى مول).

ولقد وُجدت علاقة إيجابية بين محتوى الأوراق من الصوديوم وتحمل الملوحة فى كل من الأرز والقمح، وربما توجد تلك العلاقة فى أنواع أخرى كذلك (Munns وآخرون ٢٠١١).

ويبين جدول (١٠-٧) التقنيات الممكن استخدامها فى التقييم لتحمل الملوحة.

معاولات قياس مستوى التحمل

إن تحسين تحمل الملوحة بالتربية يتطلب القدرة على قياس مستوى التحمل. ومن الناحية الزراعية، فإن تحمل الملوحة يوصف بأنه الدالة المركبة لنقص المحصول عبر مدى من تركيزات الأملاح. ويمكن — للتبسيط — قياس تحمل الملوحة على أساس قيمتين، هما:

EC_t (أو threshold EC): وهى درجة التوصيل الكهربائى (كمقياس للملوحة) الذى يبدأ عندها أول انخفاض ملموس عن أقصى محصول متوقع Y_{max}.

جدول (١٠-٧): التقنيات التى قد يمكن استخدامها فى تقييم النباتات لتحمل الملوحة (عن Munns وآخرين ٢٠١١).

التقنية	نوع الضرر الذى تعكسه التقنية	المزايا	فترة التقييم	الارتباط مع التحمل تحت ظروف الحقل
قياسات النمو النباتى الكلى: (الكتلة الحيوية أو معدل النمو النسبى)	ارتفاع الضغط الأسموزى أو تأثير الأيونات أو كلاهما	دليل على المحصول	٤-٦ أسابيع	متوسط
استطالة الجذور	ارتفاع الضغط الأسموزى	سريع	١-٢ أسبوع	منخفض
استطالة الأوراق	ارتفاع الضغط الأسموزى	سريع	أسبوعان	منخفض
الإنبات	ارتفاع الضغط الأسموزى	تقييم أعداد كبيرة بسهولة	أسبوع	منخفض أو معدوم
القدرة على البقاء	ارتفاع الضغط الأسموزى أو تأثير الأيونات أو كلاهما	إظهار التراكيب الوراثية المتحملة بوضوح	٢-٨ أسابيع حسب مدى الشدّ	غير مؤكد
أضرار الأوراق (التسرب الأيونى والمحتوى الكلوروفيلى)	ارتفاع الضغط الأسموزى أو تأثير الأيونات أو كلاهما	لا يقضى على النبات	٢-٤ أسابيع	لم يثبت
استشعاع الكلوروفيل	ارتفاع الضغط الأسموزى أو تأثير الأيونات أو كلاهما	لا يقضى على النبات ويمكن إجراءه فى الحقل	٢-٨ أسابيع	لم يثبت
مزارع الأنسجة	ارتفاع الضغط الأسموزى أو تأثير الأيونات أو كلاهما		شهور	لا يوجد
صفات أيونية خاصة: (استبعاد الصوديوم، و K^+/Na^+)	تأثير الأيونات	لا يقضى على النبات	١-٢ أسبوع	عالى

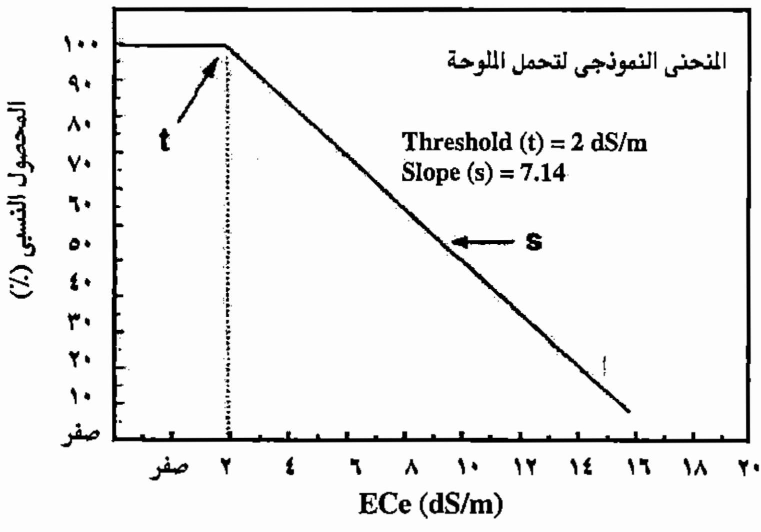
s: وهـى قيمـة الانحـدار slope، والانحـدار هـو نـسبة الانخفـاض المتوقـع فـى المحصول مع كل وحدة إضافية من الملوحة فوق الـ EC_t.

ويمكن قياس المحصول النسبى (Y) عند أى مستوى من الملوحـة يزيـد عـن EC_t بالمعادلة التالية:

$$Y = 100 - s\,(EC_e - EC_t)$$

حيث إن EC_e تزيد عن EC_t

وعادة .. تقاس الملوحة كوحدات من درجة التوصيل الكهربائى لمستخلص مرشـح لعجون تربة مشبع بالماء EC_e، مع أخذ العينة من منطقة نمـو الجـذور فـى مختلـف مراحل النمو النباتى، وتقاس درجة التوصيل الكهربائى بوحدات الديـسى سـيمنز/م deciSemiens per meter (اختصارًا: $dS\ m^{-1}$) (شكل ١٠-٢).



شكل (١٠-٢): التناقص فى المحصول مع التزايد فى مستوى الملوحة.

هذا .. إلا أن الحصول على هذه التقديرات بدقة أمر يـصعب تحقيقـه، ذلـك لأن قيمة EC_t (التى يبدأ عندها النقص الملموس فى المحصول) تعـد حـساسة للتفـاعلات

البيئية، وتعتمد على مدى دقة تقدير الملوحة، وكيفية تحديدها عبر الحقل التجريبى والأعماق والوقت. وبسبب عدم التجانس فى ملوحة التربة، فإن البعض يوصى بالانتخاب للقدرة الإنتاجية عمومًا عوضًا عن تحمل الملوحة، لكن الأفضل إجراء اختبارات المحصول والانتخاب فى كل من الظروف الطبيعية وظروف الشدِّ الملحى بصورة متوازية، أو – على الأقل – متعاقبة.

وبناء على ما تقدم بيانه فإنه يمكن وصف تحمل الملوحة بأنه النقص فى المحصول فى مستوى معين من الملوحة (Y_s) نسبة إلى المحصول المقدر فى ظروف غير ملحية (Y_c) هكذا.

$$S = Y_s / Y_c$$

وقد يتغير هذا الدليل حسب درجة الملوحة التى يقدر عندها المحصول (Y_s).

وقد اقترح دليل آخر للشدِّ يسمح بعمل مقارنات بالنسبة للعشيرة كلها، حيث تقدر S كما يلى:

$$S = [(1 - Y_s / Y_c)]/1\text{-}D$$

حيث إن D هى نسبة متوسط كل العشائر تحت ظروف الشدِّ إلى متوسط كل العشائر فى ظروف عدم الشدِّ.

ومن بين الصعوبات التى تواجه اتخاذ قرارات الانتخاب لتحمل الملوحة أن الأصناف منخفضة المحصول تبدو – عادة – أقل حساسية لتأثيرات الملوحة عن الأصناف عالية المحصول. وبذا .. فإن الأصناف المتحملة للملوحة والتى تنتخب على أساس أى من المعادلتين السابقتين قد تكون ضعيفة المحصول تحت ظروف الشدِّ الملحى المنخفض أو المعتدل، وربما يرجع ذلك إلى أن الأصناف عالية المحصول بطبيعتها تكون قريبة من كامل قدرتها على توجيه الغذاء المجهز للمحصول؛ مما يجعلها تتأثر بحالة الشدِّ، بينما ربما تكون الأصناف المنخفضة المحصول بطبيعتها مازال لديها بعض الآليات لاستمرار توجيه الغذاء المجهز للمحصول تحت ظروف الشدِّ.

ونظرًا لأن قياس درجة تحمل الملوحة فى المعادلتين السابقتين بنى على أسس نسبية، فإنه لا يمكن أن يجرى على نباتات فردية، وإنما يتعين أن يتم إجراؤه باستخدام سلالات ذات حد أدنى من التجانس.

وبالنظر لصعوبة تقدير مستوى التحمل بدقة، فقد افترضت دلائل أخرى بديلاً عن المحصول، أسلفنا الإشارة إلى العديد منها، مثل: التحمل أثناء إنبات البذور، والمحافظة على الوزن الجاف للنموات الخضرية، ووزن الجذور، وتفرعات الساق، والمقاومة لأضرار الأوراق، واستمرار الإزهار، وعقد البذور والثمار، وحجم الورقة، وحجم النمو الخضرى، وقدرة النبات على البقاء تحت ظروف الشدّ (Shannon ١٩٩٧).

المعاملة بالإثريل كوسيلة للتقييم لتحمل الملوحة

كان لمعاملة فول الصويا بالإثريل تأثيرًا مماثلاً لتأثير الملوحة على كل من: طول النبات، وانفصال وسقوط الأوراق والأزهار والقرون، والمحصول. وقد اقترح تقييم أصناف فول الصويا بمعاملتها بالإثريل كوسيلة لتعرف مدى تحملها للملوحة (El-Saeid ١٩٩٣).

وقد اقترحت هذه الطريقة — كذلك — كوسيلة للتقييم لتحمل الملوحة فى الطماطم، كما بينا فى موضع آخر من هذا الكتاب.

التقييم لتحمل الملوحة فى مزارع الأنسجة

لقد أمكن فى عدة حالات — كما أسلفنا — إنتاج سلالات خلايا قادرة على تحمل تركيزات عالية من الملوحة فى مزارع الأنسجة، ولكن حالات قليلة منها فقط هى التى استمرت فيها الدراسة إلى حين إنتاج نباتات كاملة من تلك السلالات، واختبار مقاومتها للملوحة تحت ظروف الحقل. وإلى أن تتحقق تلك الخطوة يظل من المستحيل تعرف الفرق بين سلالات الخلايا القادرة على تحمل الملوحة (لأنها تحمل جينات مفيدة فى هذا الشأن)، وتلك التى تكون قادرة على مجرد تحمل الضغط الأسموزى العالى (وليس

تحمل الملوحة)، والسلالات التى تعتمد فى تحملها للملوحة على توفر عديد من الموارد اللازمة لها فى البيئة المغذية.

ومن أهم مزايا استخدام مزارع الأنسجة فى الانتخاب لتحمل الملوحة ما يلى:

١- عدد الخلايا الكبير الذى يمكن تقييمه لتحمل الملوحة، وسهولة إجراء اختبار التقييم وتجانس الاختبار.

٢- سهولة التعامل مع الخلايا المفردة ودراسة الأساس الفسيولوجى لتحمل الملوحة فيها عن النباتات الكاملة.

٣- تواجد فرصة أكبر لنشوء اختلافات وراثية فى مزارع الخلايا عما فى النباتات الكاملة مع سهولة معاملة المزارع بالعوامل المطفرة.

٤- يفيد استخدام مزارع الخلايا الأحادية فى اكتشاف الطفرات المتنحية التى تتحمل الملوحة بسهولة.

ولعل أكبر عيوب مزارع الأنسجة فى هذا الشأن أن طبيعة تحمل الملوحة فى سلالات الخلايا قد تختلف جذريًّا عما فى النباتات الكاملة. ولهذا السبب .. فقد كان النجاح فى إنتاج نباتات كاملة قادرة على تحمل الملوحة — بهذه الطريقة — محدودًا. وحتى فى تلك الحالات (كما فى التبغ) كان من الضرورى استمرار تعريض المزارع والنباتات التى نشأت منها — فى جميع مراحل إنتاجها وإكثارها الجنسى بعد ذلك — تحت ظروف الملوحة العالية للمحافظة على بقاء صفة تحمل الملوحة فيها.

وفى إحدى الدراسات تبين أن نباتات التبغ المتحملة للملوحة — والتى أمكن الحصول عليها من مزارع الخلايا — كانت سداسية التضاعف؛ الأمر الذى يضيف إلى قوة نمو السلالة المنتخبة؛ مما يفيد أن انتخابها يحتمل أن يكون راجعًا إلى قوة نموها الطبيعى، وليس إلى تحملها للملوحة (عن Yeo & Flowers ١٩٨٩).

وعلى خلاف ذلك .. فقد أوضحت الدراسات التى أجريت على البرسيم الحجازى أن سلالات الخلايا — التى انتخبت لتحملها للملوحة — كانت أكثر قدرة على النمو فى

البيئة الملحية عما فى البيئة الخالية من الملوحة؛ فقد نمت السلالة المنتخبة بصورة أفضل من الخلايا غير المنتخبة عندما كان تركيز كلوريد الصوديوم فى البيئة المغذية ١٪، وتطلبت تلك السلالة المنتخبة وجود كلوريد الصوديوم بتركيز ٠,٥٪ لإعطاء أفضل نمو، بينما كان نموها فى غياب كلوريد الصوديوم ٢٠٪ من نمو الخلايا غير المنتخبة (وغير المتحملة للملوحة) فى ظروف غياب الملوحة. هذا .. بينما تساوى نمو السلالة المنتخبة لتحمل الملوحة والخلايا غير المنتخبة عندما كان تركيز كلوريد الصوديوم فى البيئة المغذية ٠,٥٪ (عن Rains ١٩٨١).

ومن أمثلة الدراسات التى أجريت فى هذا المجال ما قام به Bourgeais (١٩٨٧) من زيادة القدرة على تحمل الملوحة فى مزارع صنف الطماطم St-Pierre بتكرار زراعتها أربع مرات فى بيئات تحتوى على تركيزات متزايدة من كلوريد الصوديوم، وصلت إلى ١٠٠ مللى مول، واستخدم فى هذه المزارع إما القمة الطرفية للسيقان، وإما كالس حُصل عليه من جذور وسيقان النباتات.

ويذكر Stavarek & Rains (١٩٨٤)، و Duncan & Widholm (١٩٨٦) أنه أمكن انتخاب سلالات خلايا Cell Lines مقاومة للملوحة من مزارع الخلايا لعدة محاصيل زراعية، منها: الفلفل، والبرتقال، وقصب السكر، والبن، والأرز، والقمح، والشوفان، والدخُن اللؤلؤى، والقلقاس، والبرسيم الحجازى، والتبغ، والداتورة.

وتكمن المشكلة — فى برامج التربية التى من هذا النوع — فى صعوبة الحصول على نباتات كاملة من سلالات الخلايا المنتخبة لمقاومة الملوحة (أو غيرها من العوامل البيئية)؛ ففى البرسيم الحجازى .. كانت المزرعة التى أجرى فيها الانتخاب قديمة، وحدث فيها تغيرات وراثية فى صفات كثيرة إلى درجة لم تسمح بنمو النباتات التى تميزت منها لاختبار مقاومتها للملوحة وإكثارها. وفى الأرز .. كانت النباتات المقاومة للملوحة الناتجة من سلالات الخلايا عقيمة بدرجة عالية. وفى القلقاس .. ماتت النباتات النامية من سلالات الخلايا قبل اختبارها، ولكن أمكن الحصول على نباتات من مزارع التبغ كانت قادرة على النمو فى محلول مغذ يحتوى على ٢,٦٢٪ كلوريد صوديوم.

وقد تراوح تركيز كلوريد الصوديوم الذى تحملته سلالات الخلايا — فى مزارع الأنسجة — من ٠,٥٢٪ فى مزارع الخلايا المعلقة Cell suspension culture فى التبغ إلى ١,٠٪ فى مزارع الكالوس فى *Nicotiana sylvestris*، والفلفل، والبرسيم الحجازى، وإلى ١,٥٪ فى مزارع الكالوس فى الأرز، و ٢,٠٪ فى مزارع الخلايا المعلقة فى *N. sylvestris*.

وتتميز سلالات الخلايا المنتخبة لتحملها للملوحة (كما فى البرسيم الحجازى) بزيادة محتواها من أيون البوتاسيوم — حتى فى وجود تركيزات عالية من أيون الصوديوم — وهى تتشابه فى ذلك مع النباتات الكاملة التى تتحمل الملوحة (عن Rains ١٩٨١).

وقد أمكن انتخاب نباتات من المسترد الهندى *Brassica juncea* (صنف Prakish) بتقييم النباتات التى نتجت من زراعة ٢٦٢٠ ورقة فلقية فى بيئة ملحية؛ حيث عاشت ٣ نباتات منها، وأنتجت نموًا خضريًا جيدًا فى تلك البيئة. أكثرت تلك النباتات باستخدام مزارع البراعم الإبطية فى بيئة خالية من كلوريد الصوديوم. وقد استمر نمو اثنتين من تلك السلالات إلى أن أنتجتا بذورًا.

زرعت هذه النباتات فى الصوبة؛ حيث أظهرت انعزالات كثيرة فى كل الصفات التى درست. ومع استمرار الانتخاب فيها لثلاثة أجيال، أظهرت النباتات التى تتحمل الملوحة قدرًا كبيرًا من التجانس فى الصفات الاقتصادية الهامة، وأيضًا فى مقاومة الملوحة، إلا أن السلالتين اختلفتا فى صفة تحملها للملوحة خلال مراحل نموهما الخضرية والتكاثرية (Jain وآخرون ١٩٩٠).

كذلك تمكن Bouharmont (١٩٩٠) من انتخاب عدة سلالات من أصلى الموالح *Poncirus trifoliata*، و *Citrange carrizo* بتحفيز تكوين نموات خضرية جديدة من نموات الكالوس التى تنتج من زراعة أجنة هذين النوعين — لمدة خمسة شهور — فى بيئة تحتوى على ١٪ كلوريد صوديوم. وقد تميزت النباتات التى أنتجت من تلك المزارع بقدرتها على النمو فى محاليل مغذية تحتوى على كلوريد صوديوم بتركيز ١٪، بينما لم

يمكن لنباتات المقارنة تحمل تركيز ٠,٢٥٪ كلوريد صوديوم. وقد نمت أنسجة الكالوس التى نتجت من زراعة أجنة تلك النباتات — بنجاح — فى بيئات مغذية ملحية.

ومقارنة بسلالات الخلايا غير المنتخبة لتحمل الملوحة .. تمكنت سلالات الموالح المنتخبة لتحمل الملوحة من احتفاظها بمستوى طبيعى من أيونى البوتاسيوم والكالسيوم، بالرغم من وجود تركيز عال من أيونى الصوديوم والكلور فى البيئة المغذية. وقد تراكم أيونا الصوديوم والكلور بتركيزات عالية فى الفجوات العصارية لسلالات خلايا أصل الـ *Poncirus* المنتخبة لتحمل الملوحة، بينما لم يحدث ذلك فى سلالات خلايا أصل الـ *Citrange* التى بدت كأنها قادرة على استبعادهما.

كذلك تمكن Bouharmont (١٩٩٠) من الحصول على نباتات أرز قادرة على تحمل الملوحة من مزارع كالوس تحتوى على ١,٥٪ كلوريد صوديوم، وذلك بعد نحو أربعة شهور من تعرض خلايا الكالوس لتلك الظروف.

يتبين مما تقدم أن انتخاب سلالات خلايا قادرة على تحمل الملوحة فى مزارع الأنسجة أمر ممكن، وإنتاج نباتات من الخلايا أمر ممكن — أيضًا — فى عديد من النباتات، ولكن إنتاج النباتات من سلالات الخلايا المنتخبة لتحملها للملوحة كان إلى الآن محدودًا (ربما بسبب بقاء المزارع لمدة طويلة قبل محاولة إنتاج النباتات منها)، كما كانت النباتات الكاملة الناتجة من سلالات الخلايا — فى عديد من تلك الحالات — غير متميزة فى تحملها للملوحة؛ أى إنها لم تكن أكثر تحملاً للملوحة من نباتات الصنف أو السلالة الأصلية التى استخدمت فى عمل مزارع الأنسجة، وهو ما يجعلها — فى مثل هذه الحالات — عديمة الأهمية. ومع ذلك .. فقد كانت هناك حالات قليلة — من مزارع الأنسجة — تميزت فيها نباتات كاملة قادرة على تحمل الملوحة.

وراثة تحمل الملوحة

لعل أول محاولة أجريت لدراسة وراثة تحمل الملوحة كانت تلك التى قام بها Lyon عام ١٩٤١ (عن Flowers ٢٠٠٤)، والتى أجرى فيها تهجينًا نوعيًّا بين الطماطم والنوع

البرى *L. pimpinellifolium*، وتبين أن محصول الهجين من الثمار كان أكثر حساسية لزيادة الملوحة (فى صورة كبريتات الصوديوم) عن أى من الأبوين. وأوضحت تلقيحات نوعية أخرى شملت الطماطم وأنواع أخرى برية أن تحمل الملوحة صفة معقدة. وظهرت قوة الهجين — متمثلة فى استطالة السيقان تحت ظروف الشدِّ الملحى — فى هجن الجيل الأول بين الطماطم وكلا من: *L. cheesmanii*، و *L. peruvianum*، و *L. pennellii*.

وفى الأرز .. أظهرت الدراسات أن حالة العقم التى تحدث بفعل الملوحة العالية يتحكم فيها ثلاثة جينات على الأقل. كما أظهر تحليل داياليل عن تأثير الملوحة فى مرحلة البادرة وعلى العقم وجود تأثيرات إضافية وسيادة فى كلتا الصفتين، مع درجة توريث عالية.

وظهرت دلائل على سيادة صفة التحمل فى بسلة بيجون *Cajanus cajan*، وذلك فى تلقيحات بينها وبين أحد أكثر الأنواع القريبة منها تحملاً للملوحة وهو *Atylosia albicans*. كذلك توجد أدلة على سيادة صفة التحمل فى الذرة الرفيعة.

وتتوفر دلائل قوية على أن تحمل الملوحة العالية فى النباتات صفة كمية، وأن مردها إلى عدة صفات تحتية قد تكون كل منها بسيطة فى وراثتها أو كمية. وتلك الصفات التحتية تتضمن القدرة على تحجيم تراكم الصوديوم والكلورين فى النسيج النباتى، وتفضيل اختيار امتصاص البوتاسيوم من بيئة عالية فى محتواها من الصوديوم.

ولقد دُرست وراثة صفة التحكم فى المحتوى الأيونى بالنباتات النامية فى ظروف الشدِّ الملحى، وتبين أن تراكم الكلورين صفة كمية فى تلقيحات نوعية بالجنس *Citrus*، وأن درجة توريث تلك الصفة متوسطة (٠,٢٤–٠,٣٧) فى *Trifolium repens*.

كذلك فإن تراكم الصوديوم فى الطماطم فى ظروف الشدِّ الملحى صفة وراثية، وتبين أن أكثر من ٩٠٪ من التباين الوراثى يعود إلى تأثير الإضافة بينما لم يكن للسيادة تأثير كبير عليها.

وبينما لا توجد علاقة بين تراكم الصوديوم وتراكم البوتاسيوم فى الأرز، فقد وجد أن نسبة تراكم الصوديوم إلى البوتاسيوم Na/K ratio صفة وراثية كمية. هذا .. فى الوقت

الذى تتباين فيه التراكيب الوراثية للقمح فى التمييز بين البوتاسيوم والصوديوم فى انتقالهما للنمو الخضرى، وهو ما يعبر عنه بالـ K/Na ratio بالأنسجة الورقية، ويتحكم فى ذلك جين واحد أعطى الرمز Kna1 (Flowers ٢٠٠٤).

وأوضحت نتائج الدراسات التى أجريت على تحمل الملوحة فى مختلف المحاصيل أنها – غالبًا – صفة كمية، كما يلى:

١– الشعير:

عندما كان المحصول هو الصفة المقيسة كدليل على تحمل الملوحة، فإنها كانت مرتبطة بالقدرة على استبعاد أيون الصوديوم، وبالقدرة على الإنبات فى بيئة ملحية، وقدرت درجة توريث صفة المحصول تحت ظروف الملوحة بنحو ٢٨٪.

٢– النوعان *Elytriga* (*Agropyron*) *elongata*، و *E. pontica* (فى تهجينات مع القمح):

عندما كان المحصول هو الصفة المقيسة كدليل على تحمل الملوحة وجد أن الجينات المسئولة عنها تتوزع على عدة كروموسومات، وكانت بالعدد ٦ كروموسومات – على الأقل – فى *E. pontica* وتبين أن مرجع المقاومة إلى استبعاد الصوديوم عند الجذر.

٣– الأرز:

عندما كان الوزن الجاف للنمو الخضرى هو الصفة المقيسة كدليل على تحمل الملوحة فإنها كانت ذات سيادة فائقة، وقدرت درجة توريثها بنحو ٣٩٪–٦٢٪ فظهرت بها انعزالات فائقة الحدود.

وعندما كان النمو الجذرى – فى مستوى ملوحة ٨٠ مللى مول كلوريد صوديوم – هو الصفة المقيسة كدليل على تحمل الملوحة كان التباين الإضافى أهم من تباين السيادة، وقدرت درجة التوريث بنحو ٤٩٪–٨٣٪.

٤– الخيار:

عندما كان تحلل الأوراق leaf necrosis هو الصفة المقيسة كدليل على تحمل الملوحة

وجد أنه يتحكم فيها جين واحد سائد وعديد من الجينات الثانوية، وكانت درجة توريث الصفة ٤١٪–٨٦٪.

٥– البرسيم الحجازى:

عندما كان إنبات البذور فى ظروف الملوحة هو الصفة المقيسة لتحمل الملوحة كانت درجة توريثها ٥٠٪، وأجرى الانتخاب المتكرر – بكفاءة – لخمس دورات.

٦– فول الصويا:

عندما كان استبعاد أيون الكلور من النموات الخضرية هو الصفة المقيسة كدليل على تحمل الملوحة (علمًا بأن امتصاص أيون الكلور كان متقاربًا بين السلالات المتحملة وغير المتحملة)، وجد أنه يتحكم فيها جين واحد سائد.

٧– الحمضيات والعنب:

عندما كان استبعاد أيون الكلور هو الصفة المقيسة لتحمل الملوحة فإنها كانت عديدة الجينات polygenic (Singh ١٩٩٣).

إن الحالات التى تعرف فيها جينات رئيسية تتحكم فى صفة تحمل الملوحة أو الحساسية لها قليلة، ومن أمثلتها ما يلى:

١– يتحكم جين واحد متنحٍ فى صفة الحساسية لكلوريد الصوديوم فى فول الصويا؛ حيث لا يمكن للنباتات الحاملة لهذا الجين – بحالة أصيلة – منع انتقال أيون الكلور من الجذور إلى النموات الخضرية.

٢– يتحكم جين آخر متنحٍ sd (نسبة ال فعل الجين scabrous diminutive) فى صفة الحساسية للملوحة العالية فى الفلفل؛ حيث تكون النباتات الحاملة له بصورة أصيلة أقل كفاءة فى استبعاد الصوديوم وامتصاص البوتاسيوم من النباتات العادية؛ الأمر الذى يؤدى إلى حالة من عدم التوازن الأيونى فى النبات.

٣– تعرف طفرة تؤدى إلى انخفاض فى الضغط الأسموزى بخلايا النبات *Arabidopsis thaliana*.

٤- توجد فى الذرة طفرة يوجد بها نقص فى البرولين. وبالمقارنة .. تعرف طفرة فى البكتيريا *Salmonella typhimurium* يزيد فيها إنتاج البرولين (عن Tal ١٩٨٤).

وقد درس Ashraf وآخرون (١٩٨٦) درجة توريث القدرة على تحمل الملوحة – على النطاق الضيق – فى سبعة أنواع نباتية، وكان دليلهم على تحمل الملوحة هو مدى نمو جذور النباتات بعد بقائها لمدة ثلاثة أسابيع فى محلول مغذٍ يحتوى على كلوريد الصوديوم. وكانت درجات التوريث المقدرة كما يلى:

النوع	درجة التوريث على النطاق الضيق
Lolium perenne	**٠,٤٤**
Dactylis glomerata	**٠,٣٢**
Agrostis stolonifera	**٠,٢٨**
A. castellana	**٠,٢٦**
Holcus lanatus	**٠,١٩**
Festuca rubra	**٠٤٤**
Pucinnellia distans	**٠,٧٢**

ولمزيد من تفاصيل الدراسات المبكرة عن وراثة وفسيولوجيا تحمل الملوحة فى النباتات .. يراجع Staples & Toenniessen (١٩٨٤).

ومن بين الجينات الرئيسية المعروفة والخاصة بتحمل الملوحة فى النباتات، ما يلى (عن Shannon ١٩٩٧):

المحصول	الجين	ما يشفر له الجين وتأثيره
فول الصويا	**Ncl**	يستبعد **NaCl** من النموات الخضرية
البسلة	**proC**	**Δ1-pyrroline-5-carboxylate reductase** يزيد مستوى إنتاج البرولين
الطماطم	**LHA[x°]**	**ATPase**
	NP24	**Osmotin**
التبغ	**mtl1**	زيادة المانيتول

المحصول	الجين	ما يشفر له الجين وتأثيره
Nicotiana plumba-giniflora	PMA[x]	ATPase
البرسيم الحجازى		pSM1409
	rbcL	rbulose-1,5-biphosphate
	rbcS	crboxylase/oxygenase
Arabidopsis	AHA[x]	ATPase
القمح	Kna1	K/Na selectivity
الشعير	dbn	dehydrin – إنتاج حامض الأبسيسك وتحمل الجفاف
	GS1	Oxalate oxidate
	GS2	
الأرز	rab	(؟) Dehydrin
	SalT	يستبعد Na^+ من النمو الخضرى
النبات الثلجى iceplant	Gdp1	Glyceraldehyde-3-pbosphate dehydrogenase
	Imt1	My-inositol O-methyl transferase
	Ppc1	Phosphoenolcarboxylase

الفصل الحادى عشر

تحمل الملوحة : التطبيقات

على الرغم من كثرة الجهود التى بذلت فى مجال التربية لتحمل الملوحة، فإن عدد الأصناف التجارية التى طوِّرت لهذا الغرض يعد محدودًا. ويستدل من معظم الدراسات الوراثية — التى أسلفنا بيانها فى الفصل العاشر — على أن صفة تحمل الملوحة كمية يتحكم فيها عدة جينات، أو مجموعات من الجينات، وأنها تعتمد على مجموعة من الصفات التى يغلب أن تكون كمية فى طبيعتها. ويبدو أن الاتجاه الفعال لتعظيم مستوى تحمل الملوحة فى النباتات هو بتهريم تلك الصفات واحدة تلو الأخرى (pyramiding) فى تركيب وراثى واحد (Flowers & Yeo ١٩٩٥).

ومن بين الأصناف والسلالات التى عُرِّفت بأنها متحملة للملوحة (ومعظمها طوِّرت من خلال برامج تربية)، ما يلى (عن Shannon ١٩٩٧):

النوع النباتى	الأصناف والسلالات
Agropyron desertorum	Nebraska 10
Agropyron elongatum	PI276399, PI297874
Cucumis melo	BG84-3
Festuca rubis	Saltol
Medicago sative	AZ-Germ Salt 1, AZ-Germ Salt 2
Oryza sativa	Giza 159, Pokkali, Jonah 349, Nona Borka, Kalarata, Damodar, CSR 10
Triticum aesativum	Karchia, LU 26S, PI178704, PI178012, PI180988
Zea mays	Arizona 8601

وبالإضافة إلى ما تقدم بيانه فقد وجدت تباينات بين أصناف القمح والشعير والسورجم فى تحملها للملوحة، وأنتجت أصنافًا محسنة منها متحملة للملوحة. فمثلاً ..

لم ينخفض المحصول فى سلالة الشعير الهندية IB226 برفع مستوى الملوحة من ٨ إلى ٢٤ مللى موه/سم سوى بنسبة ٣٩٪، مقارنة بانخفاض حدث بنسبة ٨٥٪ فى سلالة أخرى عادية. وأنتجت ثلاث سلالات متحملة للملوحة من الشعير — عند زراعتها فى الرمل النقى مع ريها بماء البحر — محصولا يعادل — تقريبًا — ٥٠٪ من متوسط محصول الشعير فى الولايات المتحدة. وفى القمح اكتشفت ٣٤ سلالة تنتج محصولاً عند ريها بماء تبلغ ملوحته ٥٠٪ من ملوحة مياه البحر.

وأنتجت — كذلك — أصنافًا من الأرز كانت متحملة لقلوية التربة وملوحتها، وأصنافًا من الأرز والقمح متحملة للتربة الصودية (عن Ponnamperuma ١٩٨٢).

ونتناول فى هذا الفصل شرحًا لبعض الجهود التى بذلت لأجل زيادة القدرة على تحمل الملوحة فى بعض المحاصيل الاقتصادية، ونعرج — أثناء دراستنا لتلك الجهود — على ذكر مصادر صفة تحمل الملوحة فى كل محصول منها، ووراثتها، وطبيعتها، وطرق التقييم التى اتبعت لأجل التعرف عليها. ونقدم فى نهاية الفصل بعض جهود الهندسة الوراثية فى نفس المجال.

تربية الأرز

أنتجت أصنافًا من الأرز متحملة للملوحة منذ منتصف القرن الماضى (مثل Pokkali فى سيريلانكا فى عام ١٩٤٩، والسلالتان 22-47، و SR 26 B فى الهند فى أواخر الأربعينيات، وجيزة ١٥٩ فى مصر فى السبعينيات).

ولقد قيم فى معهد بحوث الأرز الدولى (IRRI) بالفلبين أكثر من ٥٥٠٠ سلالة من الأرز لتحمل الملوحة؛ حيث أظهرت نحو ٢٠٠–٣٠٠ سلالة منها تحملاً للملوحة تحت ظروف كل من الصوبة والحقل.

وقد أجرى التقييم الأولى لتلك السلالات فى محاليل مغذية تراوحت درجة توصيلها الكهربائى (EC) من ٨–١٢ مللى موز/سم؛ بإضافة كل من كلوريد الصوديوم،

وكلوريد الكالسيوم، وأملاح مياه البحر المجففة إلى المحلول المغذى. وقد أعطيت نباتات كل سلالة درجة لشدة تأثرها بالملوحة على مقياس من تسع درجات ١ إلى ٩؛ حيث تنمو النباتات فى درجة ١ وتكون خلفات بصورة طبيعية تقريبًا، وفى درجة ٩ تموت معظم النباتات.

وأوضحت تلك الدراسات أن الأصناف التى تبدى تحملاً للملوحة العالية فى مرحلة نمو البادرة ربما تكون قادرة أو غير قادرة على تحمل الملوحة فى المراحل التالية من نموها. ويظهر ذلك فى جدول (١١-١)، الذى يتضح منه كذلك أن سلالتين أظهرتا قدرًا عاليًا من تحمل الملوحة؛ حيث كان محصولهما النسبى ٩٢٪ و ٩٨٪. كذلك يتبين من الجدول أن السلالات التى أظهرت قدرًا من تحمل الملوحة أعطت — بصورة عامة — محصولاً نسبيًا جيدًا.

وقد استخدمت نحو ١٣ سلالة من التى أظهرت قدرًا كبيرًا من تحمل الملوحة فى برنامج للتربية لنقل صفة التحمل إلى الأصناف التجارية الهامة (عن Frey ١٩٨١).

كذلك وجد Moeljopawiro & Ikehashi (١٩٨١) سلالات من الأرز تتحمل الملوحة — بدرجة عالية — عند مستوى ١٥,٢ مللى موز/سم، وظهرت انعزالات فائقة الحدود عندما لقحت سلالات تتحمل الملوحة — بدرجات متباينة — معًا.

ولقد استمرت عمليات تقييم وتربية الأرز فى معهد بحوث الأرز الدولى بالفلبين، حيث قيمت ٤٨٦٧١ سلالة خلال الفترة من ١٩٦٩ إلى ١٩٨٠ لتحمل الملوحة وعدد من مشاكل التربة الأخرى، وكانت النتائج كما يلى:

حالة الشدّ	عدد السلالات المختبرة	عدد السلالات المتحملة
الملوحة	٤٨٦٧١	٩٢٠٦
قلوية التربة	١٠٥٨٥	٢٢٥٤
مشاكل الأرض البيت peat	١٢٨١	٨١
سمية الحديد	٢٢٨٥	٨٥
نقص الفوسفور	٤١٧٨	٤٥١

حالة الشدّ	عدد السلالات المختبَرة	عدد السلالات المتحملة
نقص الزنك	١١٦٠٠	٨١٧
نقص الحديد	٥٧٢	٦٨
سمية الألومنيوم والمنجنيز	٥٠٥	٤٦

ولقد استعملت خاصية تحمل الملوحة التى وجدت في بعض السلالات فى إنتاج أصناف محسنة مقاومة للأمراض والحشرات وعالية الإنتاج. ويبين جدول (١١-٢) مدى تحمل عدد من أصناف معهد بحوث الأرز الدولى لبعض مشاكل التربة (Ponnamperuma ١٩٨٢).

جدول (١١-١): متوسط شدة أضرار الملوحة، ومحصول الحبوب النسبى لعشر سلالات من الأرز.

السلالة	متوسط شدة أضرار الملوحة[أ] أربعة أسابيع بعد الشتل	 ١٢ أسبوعًا بعد الشتل	محصول الحبوب النسبى[ب] ٪
IR 28	٣,٠	٨,٣	٧
IR 2061–465	١,٠	٤,٣	٣٨
IR 2153–26–3	١,٠	١,٧	٦٥
IR 2681–163	١,٧	٤,٣	٣٥
Banik Kuning	١,٠	٢,٣	٧٦
Kalarata 1-24	١,٠	١,٠	٩٨
Kuatik Serai	١,٠	١,٠	٧٠
Mala Kuta	١,٧	٨,٠	١٠
Mi Pajang	٢,٣	٧,٧	٨
Pulat Daeing	١,٧	١,٠	٩٢

(أ) شدة الإصابة على مقياس من ١ إلى ٩، حيث ١ = تنمو النباتات وتكوّن خلفاتها بصورة طبيعية تقريبًا، و ٩ = تموت معظم النباتات.

(ب) المحصول النسبى = (المحصول فى الوسط الملحى/المحصول فى الوسطى العادى) × ١٠٠

جدول (١١-٢): مدى تحمل بعض أصناف الأرز المنتجة في معهد بحوث الأرز الدولي لعدد من مشاكل التربة على مقياس من ١ إلى ٩ (١= النبات طبيعي تقريبًا، و ٩ = النبات ميت أو قريب من الموت).

	أرز الأراضي التي تغمر بالماء				أرز الأراضي الجافة				
السلالة	سمية الملوحة	سمية القلوية	سمية البيت	سمية الحديد	سمية البورون	نقص الفوسفور	نقص الزنك	نقص الحديد	سمية الحديد والألومنيوم
IR8	٣	٦	٥	٧	٤	٤	٤	٤	٤
IR26	٥	٦	٦	٦	٤	١	٥	٤	٣
IR28	٧	٥	٦	٤	٤	٣	٥	٦	٥
IR36	٣	٣	٣	٣	٣	٧	٢	٢	٤
IR42	٣	٤	٣	٣	٤	٣	٤	٦	٥
IR43	٣	٧	٧	٤	٣	٣	٣	٥	٣
IR45	٤	٧	٦	٥	٣	٣	٤	٤	٤
IR52	٣	٤	٣	٤	٣	٣	٤	٣	٥
IR54	٤	٥	٣	٣	٣	٢	٢	٤	٤

وتتفاوت أصناف وسلالات الأرز كثيرً في طبيعة تحملها للملوحة العالية؛ فهناك الاختلافات في امتصاص أيون الصوديوم، وفي انتقاله إلى الأوراق، وفي تحمل الأنسجة النباتية لتركيزاته العالية، وفي تخزينه في حجيرات خاصة بخلايا الأوراق Leaf Compartmentation بالإضافة إلى الاختلافات في قوة النمو النباتي التي يعزى إليها أكثر من ٣٠٪ من الاختلافات في تحمل الملوحة (جدول ١١-٣).

يعني النمو النباتي القوي (جدول ١١-٣) توفر نموات خضرية أكثر يمكن أن تتوزع عليها الأملاح الممتصة والتي تنقل إلى الأوراق؛ بحيث يصبح متوسط تركيز العنصر من الأملاح منخفضًا في النباتات القوية النمو.

ومتى تساوت جميع العوامل الأخرى ..فإن تركيز الأملاح في الأوراق يتناسب طرديًّا مع معدل النتح لكل وحدة نمو نباتي؛ وهو ما يعني أن زيادة كفاءة النبات في

الاستفادة من الماء الممتص تقلل من أضرار الملوحة العالية. ويفيد ذلك في اختيار الآباء لبدء برامج التربية؛ حيث يفيد استخدام السلالات والأصناف التي تتحمل الجفاف كآباء في برامج التربية لتحمل الملوحة.

جدول (١١-٣): التدرج النسبي لأربع سلالات من الأرز في نقل أيون الصوديوم خارج نسيج الخشب، وتحمل النسيج النباتي له، وتخزينه في حجيرات خاصة، وفي قوة نموها على مقياس من ١ (الصفة جيدة) إلى ٩ (الصفة رديئة).

السلالة أو الصنف	انتقال أيون الصوديوم	تحمل أنسجة النبات للصوديوم	فصل أيون الصوديوم في حجيرات بخلايا الأوراق	قوة نمو النبات
IR 4630-22-2-5-1-2	٢	١	٤	٧
IR 15324-117-3-2-2	٩	٧	٥	٦
IR 10167-129-3-4	٦	٢	٣	٨
Nona Bokra	١	٧	٦	٢

ولاشك في أن تراكم الملح في البروتوبلازم يعرض المناطق التي يتراكم فيها لنقص رطوبي حاد؛ ولذا فإن سرعة وصول الأملاح إلى الفجوات العصارية يعد عاملاً هامًا في التمييز بين الأصناف في قدرتها على استبعاد الأملاح التي تنتقل إلى أوراقها دون أن تعاني من أضرارها.

ويكون تركيز أيون الصوديوم في خشب الأوراق الحديثة أقل بكثير مما في خشب الأوراق المسنة؛ الأمر الذي يفيد — على الأقل — في حماية بعض الأوراق من أضرار الملح التي تتمثل في موتها المبكر.

وبناء على ما تقدم .. فإن اختيار الآباء في برامج التربية لتحسين صفة تحمل الملوحة في الأرز يجب أن يبنى على أساس الاعتماد على السلالات أو الأصناف التي تتحمل الملوحة لأسباب مختلفة؛ بهدف الجمع بين كل تلك الصفات في تركيب وراثي واحد يكون أكثر تحملاً للملوحة من أي منها (عن Yeo & Flowers ١٩٨٩).

تربية القمح

قُيم فى ولاية كاليفورنيا الأمريكية أكثر من ٥٠٠٠ صنف وسلالة من القمح لتحمل الملوحة (بطريقة يأتى بيانها تحت الشعير)؛ حيث أمكن التعرف على ٣٤ سلالة من القمح الربيعى؛ كانت قادرة على النمو وإنتاج محصول من الحبوب فى مستوى من الملوحة يعادل ٥٠٪ من ملوحة مياه البحر؛ وهو مستوى قاتل لجميع الأصناف التجارية من القمح (عن Epstein وآخرين ١٩٨٠)..

ويقع الجين المسئول — أو الجينات المسئولة — عن قدرة النبات الانتخابية لتفضيل أيون البوتاسيوم على أيون الصوديوم Na^+/K^+ Selectivity (وهى صفة هامة فى تحمل الملوحة) على كروموسوم واحد. ومن المعلوم أن القمح — وهو نبات هجينى سداسى التضاعف — يحتوى على الهيئات الكروموسومية لثلاثة أنواع نباتية، وهى التى تعرف بالرموز A، و B، و D. وقد حصل القمح على الهيئة الكروموسومية D من *Aegilops squarrosa*. ويظهر هذا النوع — وكذلك بعض النباتات السداسية AABBDD — نسبة انتخابية عالية لأيون البوتاسيوم على أيون الصوديوم، مقارنة بالأنواع الرباعية AABB؛ الأمر الذى يرجح أن مرد تلك الصفة إلى الهيئة الكروموسومية D. وقد أوضحت الدراسات السيتولوجية أن الجين المسئول — أو الجينات المسئولة — عن تلك الصفة تحمل — على الكروموسوم الرابع للهيئة الكروموسومية (عن Yeo & Flowers ١٩٨٩).

ويذكر Austin (١٩٨٩) أنه قد أُقترح ما لا يقل عن خمسة أنظمة مختلفة للتحكم فى نسبة الصوديوم إلى البوتاسيوم وهو ما يعنى توفر خمسة جينات على الأقل فى تلك الصفة، وربما كان عدد هذه الجينات أكبر من ذلك بكثير.

هذا .. ويعد *Thinopyrum bessarabicum* من النجيليات المعمرة الأكثر تحملاً للملوحة من أنواع الجنس *Triticum*، بما فى ذلك القمح. وقد هجن هذا النبات مع أحد أصناف القمح *Triticum aesativum*، وأنتج نبات هجينى متضاعف (بعد معاملة الجيل

الأول بالكولشيسين) كان أكثر تحملاً للملوحة (عند تركيز ٢٥٠ مولاً/م٣) عن أى من أبوية. وقد أرجعت تلك الصفة إلى زيادة كفاءة الهجين فى استبعاد أيونى الصوديوم والكلور من الأوراق الصغيرة والأعضاء التكاثرية (عن Yeo & Flowers ١٩٨٩).

تربية الشعير

قُيمت فى ولاية كاليفورنيا الأمريكية عشائر الشعير التالية لتحمل الملوحة العالية: ألأصناف التجارية Arivat، و California Mariout، و U.C.Signal، وسلالة التربية S-68-1-11-22 (من أريزونا)، وهى سلالة ذات قدرة على تحمل الملوحة، وعشيرة تلقيح مركب Composite Cross تم تمثيله من التهجين بين ٦٢٠٠ تركيب وراثى من الشعير. زرعت هذه العشائر فى تربة رملية، ورويت بمياه البحر (المحيط الهادى) مباشرة. وقد أظهرت النباتات المختبرة تباينًا كبيرًا فى القدرة على تحمل الملوحة، وبلغ محصول النباتات المنتخبة منها – تحت هذه الظروف – نصف متوسط محصول الشعير فى الولايات المتحدة (عن Epstein & Norlyn ١٩٧٧).

كذلك يذكر Rains (١٩٨١) أنه قد تم – فى كاليفورنيا – تقييم مجموعة الشعير العالمية – وعددها ٢٢ ألف سلالة لتحمل الملوحة؛ وذلك بزراعة بذورها على مهاد توجد فى قمة صهاريج (تانكات) يتسع كل منها لنحو ٧٠٠ لتر؛ حيث ملئت بمحلول مغذ أذيبت فيه الأملاح المغذية فى ٩٠٪ ماء بحر بدلاً من الماء العذب. وقد تركت البذور التى أنبتت وأعطت بادرات لتنمو حتى النضج وإنتاج محصولها من البذور.

وقد أوضحت تلك الدراسات أن تحمل سلالة ما من الشعير للملوحة فى مرحلة معينة من نموها لا يعنى تحملها فى مراحل نموها الأخرى، كما أظهرت السلالات المختبرة تباينًا فى مراحل النمو التى تتحمل فيها الملوحة، ولم تتضح أية علاقة بين قدرة بذور الشعير على الإنبات فى الملوحة العالية، وبين محصول الحبوب تحت الظروف نفسها. ويستفاد مما تقدم أهمية العمل على تجميع القدرة على تحمل الملوحة فى مراحل النمو المختلفة – من السلالات المختلفة – فى تركيب وراثى واحد بالتربية.

ولمزيد من تفاصيل الدراسات المبكرة عن تربية الشعير لتحمل الملوحة العالية في كاليفورنيا .. يراجع Epstein وآخرين (١٩٧٩، و ١٩٨٠)، و Rains وآخرين (١٩٨١).

ومن الجدير بالذكر أنه قد سبقت الإشارة إلى نجاح زراعة الشعير — وغيره من النباتات التي تتحمل الملوحة، مثل البنجر — في الأراضي الرملية والخفيفة القريبة من شواطئ البحار مع ريها بمياه البحر مباشرة، مع الاعتماد على الأمطار الغزيرة في غسيل الأملاح التي تتراكم في التربة خلال موسم نمو المحصول (عن Somers ١٩٧٩).

تربية الذرة

وجد بدراسة تحمل الملوحة في بادرات الذرة بعمر ١٠ أيام النامية في محاليل ملحية بتركيز ٦٠، و ٨٠ مللي مول كلوريد صوديوم أن صفة التحمل يتحكم فيها نظام وراثي ذو تأثيرات إضافية وغير إضافية، وأن درجتي التوريث على النطاقين العريض والضيق كانتا ٠,٧، و ٠,٤، على التوالي (Rao & McNeilly ١٩٩٩).

تربية فول الصويا

يوجد في فول الصويا جين واحد سائد (Nct) يتحكم في استبعاد أيون الكلور من النمو القمي للنبات؛ حيث يبلغ تركيز الكلور في النمو القمي للنباتات التي تحمل هذا الجين (بحالة سائدة أصيلة أو خليطة) حوالي ١٠٠٠ جزء في المليون، بينما يصل تركيزه في النمو القمي للنباتات المتنحية الأصلية في هذا الجين نحو ٧٠٠٠ جزء في المليون (عن Devine ١٩٨٢).

وقد استخدم صنفا فول الصويا FT-Abyara، و Jin dou No.6 المتحملان للملوحة (من البرازيل والصين، على التوالي) في دراسة أعيد فيها التأكيد — بالـ QTL analysis — على وجود جين أساسي لتحمل الملوحة في مجموعة الارتباط الجزيئية N (Hamwieh وآخرون ٢٠١١).

هذا .. وتتميز أصناف فول الصويا المتحملة للملوحة بقدرتها الشديدة على خفض محتوى أوراقها من الكلورين مقارنة بالأصناف الحساسة التى يزيد فيها ذلك المحتوى بمقدار ١٨ ضعف عما فى أوراق الأصناف المتحملة للملوحة، ويقل محصولها عن الأصناف المتحملة بمقدار ٣٧٪ (عن Hanwieh وآخرين ٢٠١١).

تربية الطماطم

الأساس الفسيولوجى لأضرار الملوحة

يستدل من الدراسات التى أجريت على الطماطم أن الشدّ الملحى لا يؤثر على حيوية حبوب اللقاح، ولكنه قد يؤثر على عدد حبوب اللقاح التى تنتجها الزهرة الواحدة، فى الوقت الذى لا تتأثر فيه نسبة عقد الثمار بالملوحة حتى EC = ١٠ ديسى سيمنز/م، بينما تنخفض النسبة عند ارتفاع الـ EC إلى ١٥ ديسى سيمنز/م.

ونجد بزيادة مستوى الملوحة عن EC = ٢,٥ ديسى سيمنز/م أن محصول الطماطم ينخفض بمقدار ١٠٪ مع كل زيادة مقدارها وحدة EC واحدة عن ذلك المستوى. ويرجع الانخفاض فى المحصول — أساسًا — إلى نقص فى متوسط وزن الثمرة، وليس فى أعداد الثمار. وفى إحدى الدراسات كان النقص فى متوسط وزن الثمرة حوالى ١٠٪، و ٣٠٪، و ٥٠٪ عندما كان رى النباتات بماء ملوحته ٥–٦، و ٨، و ٩ ديسى سيمنز/م، على التوالى. ولذا .. فإن أصناف الطماطم ذات الثمار الصغيرة بطبيعتها تكون أكثر تحملاً للمستويات المتوسطة والعالية من الملوحة عن الأصناف ذات الثمار الكبيرة. ومع ازدياد مستوى الملوحة يقل عدد الثمار التى ينتجها النبات بسبب نقص إنتاجه للعناقيد الثمرية حتى فى الأصناف ذات الثمار الصغيرة. هذا .. وتكون العناقيد الثمرية العليا على النبات هى الأكثر حساسية للملوحة العالية؛ لذا .. يفضل عند التربية لتحمل الملوحة السعى لإنتاج الأصناف المحدودة النمو (عن Foolad ٢٠٠٤).

ويعد تحمل الملوحة فى الطماطم خلال مرحلة النمو الخضرى أكثر أهمية من التحمل

طوال مرحلتى إنبات البذور وبزوغ البادرات، ومرحلة الإزهار والإثمار ونضج الثمار؛ ذلك لأن إنتاج الطماطم يكون غالبًا — بواسطة الشتلات من جهة، ولأن الطماطم تصبح متحملة للملوحة بدرجة عالية خلال المراحل المتأخرة من نموها، حيث يمكن لها أن تتحمل مستويات من الملوحة تعد قاتلة لها خلال مرحلة البادرة. كذلك فإنه يوجد ارتباط بين محصول الطماطم وحجم النمو النباتى خلال مرحلة النمو الخضرى فى ظروف الشدِّ الملحى؛ مما يدل على أهمية تحمل الملوحة خلال تلك المرحلة.

ونجد فى التركيزات المنخفضة من الملوحة (EC = ٣–٥ ديسى سيمنز/م) أن نباتات الطماطم تعانى — أساسًا — من عدم التوازن فى العناصر المغذية التى تحصل عليها. ومع زيادة الملوحة إلى مستويات متوسطة إلى عالية (EC = ٦,٠ ديسى سيمنز/م) تعانى النباتات خلال مرحلة النمو الخضرى من كل من عدم التوازن فى العناصر المغذية وسمية بعض الأيونات؛ الأمر الذى يؤدى إلى نقص معدل النمو النباتى (Foolad ٢٠٠٤).

مصادر تحمل الملوحة وطرق التقييم والانتخاب للصفة

تتوفر صفة تحمل الملوحة خلال مرحلة النمو الخضرى فى عدد من أصناف الطماطم المنزرعة بالإضافة إلى بعض السلالات البرية من كل من الأنواع: *L. peruvianum*، و *L. hirsutum*، و *L. pennellii*، و *L. cheesmanii*، و *L. pimpinellfolium* (عن Foolad ٢٠٠٤، و de la Pena & Hughes ٢٠٠٧).

قام Taha (١٩٧١) بمقارنة عدد من أصناف الطماطم؛ من حيث قدرتها على تحمل الملوحة، ووجد أنه يمكن تقسيمها إلى ثلاث مجموعات كما يلى:

١– أصناف حساسة .. ومن أمثلتها الصنفان أيس Ace، وبيرل هاربر Pearl Harbor.

٢– أصناف متوسطة التحمل للملوحة .. ومن أمثلتها الصنف برتشارد Prichard.

٣– أصناف تتحمل الملوحة .. ومن أمثلتها الصنف الكريزى الثمار جريب Grape.

وظهرت صفة التحمل فى عدة صور كما يلى:

١- كان الصنف المتحمل للملوحة أكثر قدرة على الإنبات تحت ظروف الملوحة.

٢- أدت زيادة تركيز الملوحة تدريجيًا (من صفر إلى ١٢٠٠٠ جزء فى المليون من كلوريد الصوديوم) إلى حدوث نقص متزايد فى الوزن الطازج والجاف للنباتات، بينما ازدادت نسبة المادة الجافة بها. وكانت هذه التأثيرات فى الصنف جريب أقل وضوحًا مما فى بقية الأصناف.

٤- أدت المستويات المرتفعة من الملوحة إلى نقص محتوى الأوراق من الكلوروفيل، وكان هذا التأثير أقل وضوحًا فى الصنف المقاوم.

٥- احتوت الجذور والنموات الهوائية بالصنف الحساس أيس على أعلى نسبة من الصوديوم والكلور، وأقل نسبة من البوتاسيوم، والكالسيوم، والمغنيسيوم؛ مقارنة بالصنف المتحمل جريب، الذى احتوت أنسجته على أقل نسبة من الصوديوم والكلور، وأعلى نسبة من البوتاسيوم والكالسيوم والمغنيسيوم، بينما كان الصنف برتشارد وسطًا بينهما.

٦- مع زيادة الملوحة .. نقص وزن الثمرة وحجمها، بينما ازداد محتواها من المواد الصلبة الذائبة الكلية، والسكريات الذائبة والمختزلة، وفيتامين جـ.

٧- بمقارنة تأثير الأنواع المختلفة من الأملاح .. وجد أن كلوريد الصوديوم كان معوقًا للنمو الخضرى بدرجة كبيرة، بعكس كبريتات الصوديوم التى كانت شديدة الضرر على الأعضاء الزهرية والثمرية. وكان الضرر أكثر فى الصنف أيس مقارنة بالصنف جريب.

وتأكيدًا لما وجد فى البحث السابق من أن صنف الطماطم الكريزى كان أكثرها تحملاً للملوحة .. وجد عند تقييم أربعة أصناف من الطماطم الشيرى (الكريزية) وثمانية أصناف عادية لتحمل الملوحة – على أساس كل من أعلى درجة توصيل كهربائى EC لا يحدث عندها نقص فى المحصول (salinity-threshold)، ومقدار النقص فى المحصول مع كل زيادة وحدة EC (الانحدار slope) – أن الأصناف الكريزية كانت أكثر تحملاً للملوحة عن الأصناف العادية الثمار. أما على أساس استجابة النموات الخضرية للزيادة فى الـ EC فإن جميع الأصناف كانت متماثلة (Caro وآخرون ١٩٩١).

وقد قارن Hassan & Desouki (١٩٨٢) ٢٢ صنفًا وسلالة من الطماطم؛ من حيث قدرتها على تحمل التركيزات المرتفعة من كلوريد الصوديوم، ووجدا أنها — جميعًا — كانت حساسة، وكان الصنف إدكاوى أقلها حساسية. وقد تأكدت — بعد ذلك — المقاومة النسبية لهذا الصنف من دراسات Mahmoud وآخرين (١٩٨٦)، و Hashim وآخرين (١٩٨٨).

وتتوفر القدرة على تحمل الملوحة العالية فى عدد من سلالات بعض الأنواع البرية. ويعد النوع *L. cheesmanii* f. *minor* — الذى ينمو بريًّا فى جزر جالاباجوس — أكثر أنواع الجنس *Lycopersicon* تحملاً للملوحة. ومن بين سلالات هذا النوع كانت السلالة LA1401 أكثرها تحملاً، وهى سلالة جمع C.M.Rick بذورها الأصلية من نباتات كانت نامية على صخور على مسافة ٥ أمتار، وبارتفاع مترين من خط المد بالساحل الشمالى الغربى لجزر جالاباجوس.

كانت هذه النباتات معرضة لتركيزات عالية جدًّا من الملح؛ بسبب الرذاذ المتواصل الذى يصل إليها من مياه المحيط؛ كما وجد ناميًا بجانبها عدد من النباتات المحبة للملوحة halophytes. وباختبار هذه السلالة فى محلول مغذ لماء البحر .. استمرت النباتات فى النمو، مع زيادة تركيز نسبة ماء البحر فى المحلول المغذى، إلى أن وصلت إلى ١٠٠٪، بينما لم يمكن لنباتات الطماطم البقاء عندما وصل تركيز ماء البحر فى المحلول المغذى إلى ٥٠٪. وقد حدث نقص فى معدل نمو كل من الطماطم والسلالة البرية تحت ظروف الملوحة؛ مما يعنى أن أيًّا منهما لم يكن مستفيدًا من — أو بحاجة إلى — التركيزات المرتفعة من الصوديوم (Rush & Epstein ١٩٧٦).

هذا .. إلا أن دراسات أخرى نشرت بعد ذلك أكدت حساسية هذه السلالة — LA 1401 من *L. cheesmanii* f. *minor* — للملوحة العالية. فأوضح Hassan & Desouki (١٩٨٢) أن هذه السلالة كانت الأكثر حساسية للملوحة من بين ٢٢ صنفًا وسلالة قاما باختبارها. كما وجد Mahmoud وآخرون (١٩٨٦) أنها كانت أكثر حساسية من الصنفين أيس، وإدكاوى.

وقد ذُكر أن النوع *L. peruviannm* أكثر قدرة على تحمل الملوحة من الطماطم، وكان ذلك فى صورة اختلافات جوهرية بين النوعين فى عديد من الصفات والخصائص الفسيولوجية التى تؤثر فى استجابة النباتات للتركيزات المرتفعة من كلوريد الصوديوم؛ مثل: معدل النتح، وكثافة الثغور ومدى اتساعها، ومستوى حامض الأبسيسك (Phills وآخرون ١٩٧٩).

ويذكر Tal & Shannon (١٩٨٣) أن النوعين البريين *L. peruvianum*، و *L. pennellii*، أقل حساسية للملوحة من الطماطم؛ حيث نقص وزنهما الجاف ومحتواهما النسبى من الرطوبة — بدرجة أقل — عند تعرضهما للملوحة العالية، وظلا أكثر غضاضة، وتراكم بهما كميات أكبر من الصوديوم والكلورين، وكميات أقل من البوتاسيوم. وقد وجد الباحثان أن هذين النوعين والنوع *L. cheesmanii* تنمو بدرجة أسرع من الطماطم فى البيئة الملحية، برغم أن معدلات نموها تكون أقل من الطماطم فى الظروف الطبيعية. وقد أظهر النوع *L. pennellii* — فى هذه الدراسة — أكبر درجة من الغضاضة، واحتوى على تركيز أعلى من الصوديوم والكلورين بالأوراق تحت الظروف الملحية. كما استخدم Sacher (١٩٨٣) السلالة P.I.-124502 من *L. pennellii* كمصدر لصفة القدرة على تحمل الملوحة فى برنامج للتربية.

كذلك أظهرت دراسة أجراها Dehan & Tal (١٩٧٨) على الطماطم والنوع *L. pennellii* أن النموات القمية والجذرية لم تتأثر — جوهريًا — بمعاملات ملوحة بلغت ٢٠٠ مللى مول من كلوريد الصوديوم. وقد حدث فى النوع البرى تراكم لأيونى الكلورين والصوديوم، ونقص لأيون البوتاسيوم مع زيادة الملوحة، مقارنة بالطماطم.

كما أوضحت دراسات Saranga وآخرين (١٩٨٧) أن أنسجة النوع *L. pennellii* يتراكم فيها الصوديوم دون أن يكون لذلك تأثير كبير فى النمو النباتى؛ الأمر الذى يدل على تحمل أنسجته للمحتوى المرتفع من هذا الأيون.

ولقد أمكن التعرف على سلالات برية من جنس الطماطم قادرة على الإنبات السريع

فى ١٠٠ مللى مول كلوريد صوديوم، تضمنت سلالات من الأنواع *L. glandulosum*، و *L. pennellii*، و *L. pimpinellifolium*، و *L. peruvianum*، وكذلك سلات غير محسنة (landraces) من *L. esculentum*. وكانت أفضل السلالات ثباتًا فى الإنبات تحت ظروف الشدّ الملحى LA 716 من *L. pennellii*، و السلالة التركية P.I.174263 من *L. esculentum*. أما ثبات نمو البادرات فى ظروف الشدّ الملحى فكان أفضل ما يمكن فى كل من الصنف إدكاوى Edkawy والسلالة P.I. 174263، وتلاهما سلالات من كل من *L. pernuvianum*، و *L. glandulosum*، و *L. parviflorum*. هذا ولم يكن هناك ارتباط بين القدرة على الإنبات السريع والقدرة على النمو المنتظم فى ظروف الشدّ الملحى (Jones ١٩٨٧، و Jones وآخرون ١٩٨٨).

كذلك اختبر Costa وآخرون (١٩٨٩) ٢٢ سلالة من *L. pimpinellifolium*، و ٨ سلالات من *L. peruvianum*، ووجدوا — من بينها — ٤ سلالات من النوع الأول تميزت بقدرتها على تحمل الملوحة؛ وهى PIM-85، و PIM-847، و PIM-1135، و PIM-2350. وفى اختبار شمل ١٠٦ أصناف وسلالة من سبعة أنواع من الجنس *Lycopersicon* .. وجد Hassan وآخرون (١٩٨٩) صفة تحمل الملوحة فى كل من السلالة *L. esculentum* var. *cerasiforme*، والسلالتين LA 1579، و P.I. 365967 من *L. pimpinellifolium*؛ كما كانت السلالات العشر التالية متحملة نسبيًّا:

L. pimpinellifolium P.I. 309907, P.I. 365959, P.I. 375937, P.I. 379023, P.I. 379025, and P.I. 390716.

L. hirsutum P.I. 365907 and P.I. 365934.

L. peruvianim P.I. 306811.

L. chmielewskii P.I. 379030.

كما اختبر Anastasio وآخرون (١٩٨٨) سلالة واحدة من كل من النوعين *L. peruvianum*، و *L. pennellii* وثلاث سلالات من النوع *L. esculentum* var.

cerasiforme، ووجدوا أن السلالة CER 2022 من النوع الأخير كانت أقواها نموًا وأكثرها قدرة على البقاء، وأقلها تضررًا من الملوحة.

وخلافًا لكل ما ذكر عن مقاومة بعض الأنواع البرية للملوحة .. فقد وجد Shannon وآخرون (١٩٨٧) أن صنف الطماطم هاينز ١٣٥٠ Heinz 1350 لم يختلف جوهريًا — عن الأنواع *L. cheesmanii*، و *L. peruviaum*، و *L. pennellii* — فى تحمل الملوحة فى مزارع مائية احتوت على تركيزات وصلت إلى ١٥٠ مللى مول من ملحى كلوريد الصوديوم، وكلوريد الكالسيوم؛ بنسبة مولارية قدرها ١:١. ومع زيادة الأملاح تدريجيًّا من صفر إلى ١٠٠ مللى مولار من الملحين بنسبة مولارية قدرها ٥:١ فى مزرعة رملية .. لم يختلف النقص النسبى فى المحصول بين الصنف هاينز ١٣٥٠ والسلالة LA 1401 من *L. cheesnanii*. وقد أدى ذلك إلى أن يقترح الباحثون أن الأساس الفسيولوجى لتحمل الملوحة ربما يكون مختلفًا فى التركيزات المتوسطة من الملوحة عما يكون عليه فى التركيزات العالية. ولكن الصورة قد تتضح — بشكل أفضل — بإعادة الإشارة إلى ما وجده Hassan & Desouki (١٩٨٢)، والذى أكده Mahmoud وآخرون (١٩٨٦) من أن هذه السلالة أكثر حساسية للملوحة من أصناف الطماطم التى اختبرت معها.

وعمومًا .. فإنه يبدو — كما ذكر Phills وآخرون (١٩٧٩) — أن هذا النوع *L. chessmanii* ليس مقاومًا بذاته، ولكنه يعطى عند تلقيحه مع الطماطم تراكيب وراثية تتحمل الملوحة بشكل جيد. وكان ذلك الاستنتاج قريبًا مما توصل إليه Sacher وآخرون (١٩٨٢) بشأن تحمل النوع *L. pennellii* للملوحة؛ حيث ذكروا أن العوامل الوراثية التى تتحكم فى القدرة على تحمل الملوحة فى سلالات الجيل التاسع للتلقيح:

(New Yorker × *L. pennellii*) × New Yorker

تأتى من الأبوين — المزروع والبرى — وتتفاعل معًا بطريقة إضافية.

من المفضل اختبار تحمل النباتات للملوحة بريها بمحاليل مغذية تحتوى على نسب

مختلفة من ماء البحر، بدلاً من الرى بمحلول لأحد الأملاح أو المخلوط من أملاح معينة؛ ذلك لأن توازن الأملاح – الذى يوجد فى ماء البحر – يجعله أكثر المحاليل الملحية قربًا إلى المحلول الأرضى من حيث محتواه من مختلف الأملاح والأيونات؛ حيث يزيد فيه تركيز أيونات البورون والمغنيسيوم والكبريتات والكربونات، بالإضافة إلى أيونى الصوديوم والكلورين (Rush & Epstein ١٩٨١).

ومن أهم خصائص ماء البحر ما يلى:

١- يبلغ محتواه من الأملاح ٣,٥٪؛ أى نحو ٣٥٠٠٠ جزء فى المليون.

٢- يبلغ تركيز كلوريد الصوديوم به نحو ٠,٥ مولارًا، فيصل محتواه من الصوديوم إلى ١٠٥٦١ جزءًا فى المليون، ومن الكلورين إلى ١٨٩٨٠ جزء فى المليون.

٣- تبلغ درجة توصيله الكهربائى ٤٦,٣ مللى موز/سم (Weast ١٩٧٦).

أجرى Hassan & Desouki (١٩٨٦) اختبارات التقييم لمقاومة الملوحة بإنتاج شتلات الطماطم فى وسط عادى (مخلوط من الرمل والبيت موس بنسبة ١:١)، ثم شتلها فى أصص بقطر ٢٠ سم – مملوءة بالرمل المغسول – بمعدل ٣ شتلات بكل أصيص – وريها لمدة ٢-٤ أسابيع بمحلول مغذٍ حتى تستعيد نموها، ثم تبدأ بعد ذلك معاملة الملوحة، وتستمر لحين موت جميع نباتات المقارنة، ويمكن أن تستمر لمدة أسبوع أو أسبوعين آخرين لزيادة فاعلية الانتخاب.

وقد أجرى الباحثان معاملة الملوحة - بالرى خمس مرات أسبوعيًا – بمحلول مغذٍ فى ٥٠٪-٧٥٪ ماء بحر. استعمل التركيز المنخفض عندما كانت النباتات رهيفة، وفى حالات الإضاءة الضعيفة. كما رويت النباتات بالمحلول المغذى فقط مرتين أسبوعيًا؛ بغرض غسيل الأملاح التى يؤدى تراكمها على سطح الرمل إلى تحليق النباتات المنتخبة وموتها تدريجيًا. كما أدت عملية الغسيل إلى نقل الأملاح إلى منطقة الجذور؛ الأمر الذى أدى إلى زيادة فاعلية عملية الانتخاب لمقاومة الملوحة. وقد سجل الباحثان عدد النباتات الميتة بفعل الملوحة يوميًا، وعرضا النتائج كنسبة مئوية متراكمة للنباتات الميتة مع الزمن.

وفى دراسة أخرى .. أجرى Hassan وآخـرون (١٩٨٩) اختبـار التقييـم فـى حجـرة للنمو، مع رى البادرات ابتداء من عمر خمسة عشر يومًا — لـمدة شـهر — بميـاه جوفيـة خفف فيها تركيز الأملاح من نحو ٥٠ مللى موز/سم إلى ١٥ مللـى مـوز/سـم. أدت هـذه المعاملة إلى موت نحو ٥٠٪ من أصناف الطماطم التى استخدمت للمقارنة.

واستخدم Mahmoud وآخرون (١٩٨٦) — فـى تقيـيمهم لتحمـل الملوحـة — محلـولاً ملحيًّا يتكون من كلوريـد الـصوديوم وكلوريـد الكالـسيوم (بنـسبة ٣:١)؛ بتركيـزات ١٠ آلاف جزء فى المليون، وكان دليلـهم علـى تحمـل الملوحـة صـفات وزن النبـات، وعـدد العناقيد الزهرية، والمحصول الكلى.

وبالمقارنة .. وجد Cruz وآخرون (١٩٩٠) أن أفضل دليل لاختبارات تحمـل الملوحـة (اشـتملت الاختبـارات علـى ٣٩ سـلالة وصـنفًا مـن خمـسة أنـواع مـن الجـنس *Lycopersicon*) هو قياسات طول النبات، والـوزن الجـاف لـلأوراق، والوزنـان الجـاف والطازج للسيقان، ومحتوى الأوراق من عنصرى الكلور والصوديوم.

ويعتمد بعض الباحثين — فى تقدير القدرة على تحمل الملوحة — علـى أمـرين، هما:

١- مستوى الملوحة المحتمـل Salinity Threshold .. وهـو الحـد الأقـصى للملوحـة الذى يمكن للنبات أن يتحمله دون أن ينخفض محصوله.

٢- الانحدار Slope .. وهو الارتداد الخطى linear regression للنقص فى المحـصول، مقابل الزيادة فى مستوى الملوحة بعد المستوى المحتمل.

ويمكن أن يكون المحصول هو محصول الثمار الفعلى فى الأصناف التجارية، أو الوزن الجاف للسيقان، وللأوراق فى أى من الأصناف التجارية، أو السلالات البرية.

وقد استخدم Bolarin وآخرون (١٩٩١) تلك الطريقة فى تقييم ٢١ سـلالة تنتمـى إلى أربعة أنواع بريـة مـن الجـنس *Lycopersicon*، وكانـت أكثـر الـسلالات تحمـلاً للملوحـة فـى هـذه الدراسـة هـى الـسلالة PE-2 مـن *L. pimpinellifolium*، وتلتهـا

السلالات PE-45 (*L. pennellii*)، و PE-43 (*L. hirsutum*)، و PE-16 (*L. peruvianum*).

وهناك من الباحثين من اعتمد في اختبارات الملوحة على نسبة أو سرعة إنبات البذور في وسط ملحي. فاختبر Jones (١٩٨٦) سرعة إنبات بذور ١٣ سلالة تمثل ستة أنواع برية من الجنس *Lycopersicon*، و ٢٠ سلالة من الطماطم في أطباق بتري على آجار يحتوي على ١٠٠ مللي مول من كلوريد الصوديوم، وكانت أسرع السلالات إنباتًا — مرتبة تنازليًا — هي:

السلالة P.I. 126435 من *L. peruvianum*.

السلالة LA 716 من *L. pennellii*.

السلالة P.I. 174263 من *L. esculentum*.

كما أمكن التعرف على عدد آخر من السلالات التي أظهرت سرعة نسبية من الإنبات في وجود كلوريد الصوديوم، وكانت من النوعين *L. pimpinellifolium*، و *L. peruvianum*. هذا .. إلا أن معاملة الملوحة أخرت الإنبات في جميع السلالات مقارنة بالشاهد (الكنترول)؛ كما اختلفت سرعة الإنبات جوهريًا — كذلك — في غياب كلوريد الصوديوم. كذلك وجد Sinel'nikova وآخرون (١٩٨٣) أن صنفي الطماطم Yusupovskii، و Karlik 1185 كانا مقاومين؛ حيث أنبتت بذورهما على حرارة ٢٢°م في محلول ملحي يحتوي على ٠,٨٥٪ من كلوريد صوديوم؛ بنسبة إنبات بلغت ١٠٠٪، و ٩٦٪ للصنفين على التوالي. وقد استمرت مقاومة الصنفين بعد شتلهما في أصص وريهما بمحلول ملحي، مقارنة بالأصناف الأخرى التي قورنت بهما.

ولقد لوحظ أن سلالات الطماطم السريعة الإنبات في التركيزات المنخفضة من الملوحة (٧٥—١٠٠ مللي مول من كلوريد الصوديوم) تكون — كذلك — سريعة الإنبات في التركيز العالي (٢٠٠ مللي مول كلوريد الصوديوم)، وأن الانتخاب لتحمل أي تركيز من الملوحة عند الإنبات يعطي نسلاً متحملاً لكل من مستويي الملوحة. ولكن بالنظر إلى أن معدل

إنبات الطماطم فى المستوى المتوسط (١٥٠ مللى مول كلوريد صوديوم) من الملوحة يرتبط بدرجة عالية بمعدل الإنبات فى كل من المستوى المنخفض (١٠٠ مللى مول كلوريد صوديوم) والمستوى المرتفع (٢٠٠ مللى مول كلوريد صوديوم) من الملوحة؛ لذا .. يفضل إجراء الانتخاب لتحمل الملوحة فى مستوى متوسط من الشدّ الملحى (عن Foolad ٢٠٠٤).

وأوضحت الدراسات على كل من سلالة الطماطم P.I. 174263 (المتحملة للملوحة فى كل من مرحلتى الإنبات والنمو الخضرى) والصنف UCT5 (الحساس للملوحة فى كل المراحل التطورية) أن الانتخاب لتحمل الملوحة فى مرحلة الإنبات يُحسِّن جوهريًّا من الإنبات فى ظروف الملوحة، وكانت درجة التوريث المحققة realized heritability لتلك الصفة ٠,٧٣. هذا ألاّ أن الانتخاب لتحمل الملوحة أثناء الإنبات لم يؤثر فى تحمل النباتات للملوحة خلال مرحلة النمو الخضرى؛ فلم تظهر فروق جوهرية بين الأنسال المنتخبة وغير المنتخبة على أساس أى من النمو المطلق أو النمو النسبى فى ظروف الشدّ الملحى. ويفيد ذلك تحكم نظم وراثية مختلفة فى تحمل الملوحة فى كل من مرحلتى الإنبات والنمو الخضرى، مع ما يعنيه ذلك من ضرورة إجراء الانتخاب لتحمل الملوحة فى كل مراحل النمو بدءًا بالإنبات (Foolad & Lin ١٩٩٧).

وقد درس El-Beltagy وآخرون (١٩٧٩) تأثير الملوحة فى التركيزات الداخلية للإثيلين فى سيقان، وأوراق، وجذور نباتات الطماطم، والفلفل، والسبانخ؛ حيث وجدوا أن معاملة الملوحة العالية أحدثت زيادة ملحوظة فى تركيز الإثيلين فى كل من الأجزاء الهوائية والأرضية لنباتات الطماطم والفلفل، بينما لم تظهر أية زيادة فى تركيز الغاز فى نباتات السبانخ. وقد خلص الباحثون إلى أن ذلك ربما يعكس القدرة الطبيعية للسبانخ على تحمل الملوحة.

وفى دراسة أخرى .. وجد El-Saeid وآخرون (١٩٨٨) — لدى اختبارهم عدة أصناف من الطماطم — وجود ارتباط موجب عالى بين تأثير كل من معاملتى الإثيفون والملوحة على النباتات؛ من حيث سقوط الأوراق والأزهار. كما أدت المعاملة بالإثيفون إلى

زيادة التأثير الضار للملوحة على النباتات. كذلك حصل الباحثون (El-Saeid وآخرون ١٩٨٨أ) على نتائج مماثلة على اللوبيا.

وكان El-Beltagy & Hall (١٩٧٩) قد وجدا اختلافات جوهرية في المستويات الداخلية للإثيلين، وفي معدل تساقط الأوراق عندما عرضت نباتات صنفين من الفول الرومي لظروف استمرار تشبع وسط نمو الجذور بالرطوبة؛ حيث أدت المعاملة إلى إحداث زيادة جوهرية في تركيز الإثيلين في كل من النموات الجذرية والهوائية لنباتات الفول الرومي.

وتؤكد تلك الدراسات وجود اختلافات في مدى حساسية النباتات للإثيلين، وفي قدرتها على إنتاج الغاز في الظروف التي تعيق امتصاصها للماء من التربة (كزيادة الملوحة أو الغدق). وقد أدى ذلك إلى اقتراح الباحثين استخدام الإثيلين، أو المركبات المنتجة له — مثل الإثيفون — في تقييم قدرة النباتات على تحمل نقص الماء الأرضي.

وبتقييم ٥٥ تركيبًا وراثيًا من الطماطم لتحمل الملوحة في مزرعة مائية احتوى المحلول المغذى فيها على ٢٠٠ مللي مول من كلوريد الصوديوم .. وجد تباينًا كبيرًا بين التراكيب الوراثية في تحملها المظهري للملوحة وفي تركيز أيون الصوديوم في نمواتها الخضرية، كما كانت الصفتان مرتبطتين جوهريًا؛ حيث دلّ التركيز العالي للصوديوم على زيادة الضرر النموات الخضرية. كذلك ارتبطت نسبتا K^+/Na^+، و Ca^{2+}/Na^+ في النموات الخضرية جوهريًا مع الضرر بالنموات الخضرية؛ حيث دلت النسب العالية لكل من البوتاسيوم والكالسيوم على انخفاض الضرر بالنموات الخضرية. وعلى الرغم من ظهور تباين كبير بين التراكيب الوراثية للطماطم في الوزن الجاف لكل من المجموعين الجذري والخضري، فإنه لم تظهر ارتباطات موجبة بين أي من هاتين الصفتين وشدة الضرر بالمجموع الجذري أو تركيز الصوديوم به. ويبدو أن الوزن الجاف للمجموعين الجذري والخضري كانا مستقلين عن خاصية تحمل الملوحة في مرحلة النمو التي وصلت إليها النباتات في تلك الدراسة (Dasgan وآخرون ٢٠٠٢).

وقد جرت محاولات للانتخاب للقدرة على تحمل الملوحة فى مزارع للأنسجة، وتبعًا لـ Fillippone (١٩٨٥) .. فإن أفضل تركيز لملح الطعام فى مزارع الأنسجة هو ٠,٥٪. وكان الباحث قد استعمل "explants" من فلقات صنفين من الطماطم زرعا على بيئة Linsmaier & Skoog، أضيف إليها IBA، و BA. وقد ظهرت اختلافات بين الصنفين فى نمو خلايا الكالوس وتميزها بعد ٤٢ يومًا من بداية الاختبار؛ مما قد يعنى وجود اختلافات وراثية بينهما فى القدرة على تحمل الملوحة.

كذلك تمكن Bourgeais وآخرون (١٩٨٧) من زيادة القدرة على تحمل الملوحة فى صنف الطماطم سانت بيير St-Pierre، على صورة زيادة مضطردة فى النمو النباتى، مع النقل المتكرر إلى بيئات مغذية تحتوى على تركيزات متزايدة من كلوريد الصوديوم، وصلت إلى ٧٥ أو ١٠٠ مللى مول. وقد استمرت الزيادة فى القدرة على تحمل الملوحة حتى الجيل الثالث؛ حيث لم تظهر فى الجيل الرابع أية زيادة إضافية فى النمو النباتى عند تساوى تركيز الملح فى الجيلين. وقد استخدم الباحثون فى هذه الدراسة — لمزارع الأنسجة — إما النسيج الطرفى للسيقان (بما فى ذلك البرعم القمى والسلاميات الأخيرة)، وإما نسيج الكالوس المتكون من جذور أو سيقان النباتات.

وفى محاولة لربط جينات تحمل الملوحة بإنزيمات معينة ليسهل التعرف عليها باختبارات الفصل الكهربائى electrophoresis دونما حاجة إلى اختبارات التقييم فى وسط ملحى .. قام Zamir & Tal (١٩٨٧) بدراسة الآباء، والجيل الأول، والجيل الثانى لهجين نوعى بين الطماطم الحساسة للملوحة، والنوع البرى *L. pennellii* المتحمل لها؛ فوجدا — كما كان معروفًا من قبل — أن أيونى البوتاسيوم والصوديوم يتراكمان فى النوع الحساس بدرجة أكبر مما يحدث فى النوع البرى المقاوم. وبتحليل ١١٧ نباتًا من الجيل الثانى لخمسة عشر إنزيمًا (موزعة على تسعة من كروموسومات الطماطم الاثنى عشر) بطريق الفصل الكهربائى .. أمكن التعرف على أربعة مواقع جينية ذات تأثير كمى على امتصاص أيونى الصوديوم والكلورين، وموقعين آخرين مؤثرين فى امتصاص أيون البوتاسيوم.

وراثة القدرة على تحمل الملوحة

دُرست فاعلية الانتخاب لتحسين إنبات بذور الطماطم فى ظروف الملوحة العالية، وذلك فى نباتات الجيلين الثانى والثالث للتلقيح بين سلالة الطماطم المتحملة للملوحة P.I.174263 والصنف الحساس UCT5، باستعمال ثلاثة مستويات من الملوحة: ١٠٠ (منخفض)، و ١٥٠ (متوسط)، و ٢٠٠ مللى مول (عال) من خليط أملاح البحر المجهز synthetic sea salt، وانتخبت النباتات الفردية (التى كانت الأسرع إنباتًا) عند كل مستوى من الملوحة. ومع استمرار الانتخاب حتى الجيل الرابع تبين أن الانتخاب كان فعَّالاً بدرجة متماثلة فى جميع مستويات الملوحة، وكان يكفى قصر الانتخاب عند أى مستوى منها. وقد تراوحت درجة التوريث المتحققة realized heritability تحت مختلف مستويات الملوحة بين ٠,٦٧، و ٠,٧٦ (Foolad ١٩٩٦).

ويستدل من دراسات تالية لما سبق بيانها أن صفة القدرة على الإنبات السريع تحت ظروف شدٌ الملوحة فى سلالة الطماطم P.I.174263 (فى تلقيحات مع صنف الطماطم UCT5) وراثية وذات درجة توريث على النطاق الضيق عالية، وقدرت بنحو ٠,٧٥، وأثبتت عدة دراسات أن تلك الصفة يتحكم فيها جينات ذات تأثيرات إضافية بصفة أساسية؛ بما يجعل الانتخاب لها على أساس الشكل المظهرى أمرًا ممكنًا (عن Foolad ٢٠٠٤، و de la Pena & Hughes ٢٠٠٧).

وكذلك دُرست وراثة تحمل الملوحة فى الطماطم فى نباتات الآباء والجيلين الأول والثانى والتلقيحات الرجعية للتلقيح بين السلالة المتحملة P.I. 174263 والصنف الحساس UCT5؛ وذلك فى محلول ملحى ذات درجة توصيل كهربائى ٢٠ ديسى سيمنز/م، وكنترول ذات درجة توصيل كهربائى ٠,٥ ديسى سيمنز/م. ظهر انخفاض فى نمو الأبوين فى ظروف الشدٌ الملحى، إلاّ أن الانخفاض كان أقل فى السلالة المتحملة عما فى الصنف الحساس. وفى ظروف الشدٌ الملحى تراكمت فى أوراق السلالة P.I. 174263 كميات أقل من الصوديوم والكلورين، وكميات أكبر من الكالسيوم عما حدث فى أوراق UCT5. وعبر الآباء ومختلف الأجيال ارتبط النمو فى ظروف الشدٌ الملحى إيجابيًّا مع محتوى الكالسيوم

بالأوراق، وارتبط سلبيًّا بمحتواها من الصوديوم. وفى المقابل لم يلاحظ أى ارتباط بين النمو وأى من محتوى المواد الذائبة بالأوراق أو معدل إنتاج الإثيلين تحت ظروف الشدِّ الملحى.

وأظهرت الدراسة أن النمو المطلق والنسبى وتركيزات الصوديوم والكالسيوم بالأوراق تحت ظروف الشدِّ الملحى يتحكم فيها نظام وراثى إضافى بصورة أساسية، وذات درجة توريث عالية. وبذا .. فإن محتوى أنسجة الأوراق من أيونى الصوديوم والكالسيوم يمكن اعتباره مقياسًا مفيدًا للانتخاب عند التربية لتحمل الملوحة، وذلك عند الاعتماد على P.I. 174263 كمصدر لتلك الصفة (Foolad ١٩٩٧).

وقد أجمعت الدراسات القليلة — التى أجريت على وراثة القدرة على تحمل الملوحة خلال مراحل النمو الخضرى فى الطماطم — على أنها صفة كمية يتحكم فيها جينات ذات تأثير إضافى، ومع ذلك .. فقد أمكن الانتخاب لتلك الصفة فى الأجيال الانعزالية عندما استخدمت السلالة LA 1401 من *L. cheesmanii* f. *minor* كمصدر لها (Rush & Epstein ١٩٨١)، ولكن تطلب الأمر الانتخاب للصفة حتى الجيل الثالث قبل كل تلقيح رجعى (Hassan & Desouki ١٩٨٦). وكما سبق بيانه .. فقد أوضحت دراسات Sacher وآخرين (١٩٨٢) على سلالات الجيل التاسع للتلقيح: (New Yorker × *L. pennellii*) × New Yorker أن العوامل الوراثية التى تتحكم فى صفة القدرة على تحمل الملوحة تأتى من الأبوين (المزروع والبرى)، وتتفاعل معًا بطريقة إضافية.

ولقد قام Saeed (٢٠٠٧) باختبار ٧٢ صنفًا وسلالة محلية (باكستانية) ومحسنة (مستوردة) لتحمل كلوريد الصوديوم (١٠ ديسى سيمنز/م)، واستخدمت عدة قياسات فى التقييم كان أفضلها النمو الجذرى المطلق والنمو الجذرى النسبى فى ظروف الملوحة العالية، حيث تميزت كلتا الصفتين بدرجة عالية من التوريث، وتوصل من هذا التقييم إلى توفر صفة تحمل الملوحة فى ستة تراكيب وراثية، هى: LA 2661، و CLN 2498A، و CLN 1621L، و BL 1176، و 6233، و 17870. وإلى جانب صفة النمو الجذرى، فقد تميزت تلك التراكيب الوراثية بالقدرة على تحمل الملوحة فى مرحلة نمو البادرة،

وانخفاض محتواها من الصوديوم، مع ارتفاع محتواها من البوتاسيوم وارتفاع نسبة البوتاسيوم إلى الصوديوم فيها.

وأوضحت دراسة وراثية تحكم جينات ذات تأثيرات إضافية وغير إضافية (تأثير سيادة) فى صفة تحمل الملوحة. كانت تلك التأثيرات جوهرية، وبدت وراثة تلك الصفة شديدة التعقيد.

كذلك تبين وجود قوة هجين موجبة لصفات طول الجذر ومحتوى الأوراق من البوتاسيوم ونسبة البوتاسيوم إلى الصوديوم فيها فى كل من الظروف الطبيعية وظروف الملوحة (١٠ ديسى سيمنز/م). وكان مرد قوة الهجين لكل من السيادة والتفوق، بما يعنى إمكان التربية لإنتاج الهجن المتحملة.

وتجدر الإشارة إلى أن جميع الصفات التى أسلفنا بيانها (طول الجذر، ومحتوى الصوديوم Na^+ والبوتاسيوم K^+، ونسبة البوتاسيوم إلى الصوديوم يمكن استخدامها كأساس للانتخاب لتحمل الملوحة فى الطماطم.

ويمكن إيجاز بعض أبرز الدراسات التى أجريت على وراثة تحمل الملوحة فى الطماطم فيما يلى:

- أُجرى تلقيح بين السلالة المتحملة للملوحة LA 1401 من *L. cheesmanii* وصنف الطماطم الحساس للملوحة Walter، ودرست الصفة تحت ظروف الصوبة حتى الجيل الثانى والتلقيح الرجعى الأول، وتبين أن صفة تحمل الملوحة تورث وتنقل إلى النسل.
- أجرى تلقيح آخر بين السلالة المتحملة للملوحة LA716 من *L. pennellii* وسلالة الطماطم الحساسة M82، ودرست الصفة تحت ظروف الحقل، ووجد أن صفات المادة الجافة الكلية، وكمية المحصول تحت ظروف الشدِّ الملحى، وكمية المادة الجافة تحت ظروف الشدِّ الملحى نسبة إلى كميتها تحت الظروف العادية كانت دلائل جيدة للانتخاب لتحمل الملوحة فى الطماطم، وتراوحت تقديرات درجة التوريث على النطاق الضيق h^2 لتلك الصفات بين ٠,٣، و ٠,٤٥.

● بتقييم نباتات الجيل الثانى لتهجين بين سلالة طماطم حساسة للملوحة وسلالة متحملة من *L. pimpinellifolium* تحت ظروف الشدّ الملحى تبين أن صفتى محصول الثمار وعدد الثمار الكلى كانتا دالتين مفيدتين للانتخاب لتحسين تحمل الملوحة فى الطماطم، وكانت تقديرات h^2 لهاتين الصنفين ٠,٥٣، و ٠,٧٣ على التوالى.

● بدراسة صفة تحمل اللوحة فى مزرعة مائية لنباتات الآباء والجيلين الأول والثانى والتلقيحات الرجعية لتهجين بين سلالة الطماطم الحساسة للملوحة UCT5 والسلالة المتحملة P.I.174263، وجد أن القدرة على النمو تحت ظروف الشدّ الملحى مقارنة بالنمو فى الظروف العادية كانت تحت تأثير نظام وراثى إضافى، ويمكن اعتبارها دليل ممتاز للانتخاب لتحمل الملوحة فى الطماطم (عن Foolad ٢٠٠٤).

● أوضحت الدراسات التى أجريت على وراثة تحمل الملوحة فى الطماطم أنه — فى كل مرحلة من مراحل النمو — يتحكم فى صفة التحمل عدد قليل من الـ QTLs ذات التأثير الرئيسى، وعديد من الـ QTLs بتأثيرات أصغر. ولقد أمكن التعرف على QTLs مختلفة فى مراحل النمو المختلفة؛ بما يعنى غياب العلاقات الوراثية بين تلك المراحل فى خاصية تحمل الملوحة. وبينما أمكن تحديد QTLs كانت خاصة بعشائر معينة ولا توجد فى غيرها، فقد أمكن — فى المقابل — تحديد QTLs كانت متواجدة فى عشائر وأنواع مختلفة من جنس الطماطم.

إن الصفات الفسيولوجية ذات العلاقة بتحمل الملوحة فى الطماطم، والتى يمكن الاعتماد عليها فى برامج التربية، هى:

١– انتقال الصوديوم Na^+ من المحلول المغذى المحيط بالجذور إلى النموات الخضرية.

٢– العلاقة بين محتوى الأوراق من الصوديوم $[Na^+]$ والنقص فى المساحة الورقية.

٣– القدرة على تراكم الصوديوم Na^+ فى الأوراق المسنة، مع المحافظة على تركيز منخفض من الصوديوم $[Na^+]$ فى الأوراق الحديثة.

٤– نسبة تركيز البوتاسيوم إلى الصوديوم $[K^+]/[Na^+]$ فى الأوراق.

وبينما درست تلك الصفات — باستفاضة — بتحليل الـ QTLs فى القمح وغيره من الحبوب النجيلية، فإن دراستها فى ذوات الفلقتين مازالت قاصرة.

ولكى تكون للـ QTLs قيمة كبيرة، فإن الصفات التى تُحدِّد مواقع جيناتها لا يكفى أن تكون ذات أهمية فسيولوجية وترتبط بعلاقة قوية بتحمل الملوحة، ولكنها يجب أن تكون — كذلك — ذات درجة توريث عالية. وبدراسة التباين فى بعض الصفات الفسيولوجية ودرجة توريثها فى ١٣٥ RILs من تلقيح بين *S. lycopersicon*، و *S. pimpinellifolium*، مع تسجيل القياسات على ٦ نباتات من كل تركيب وراثى نامية فى مزرعة مائية بعد ٥ أسابيع من معاملة الشدِّ الملحى (كانت النباتات بعد المعاملة بعمر ٩ أسابيع)، كانت درجة التوريث متوسطة أو منخفضة (جدول (١١-٤)؛ كما هو متوقع لصفات كمية شديدة التأثر بالعوامل البيئية (Cuartero وآخرون ٢٠٠٦).

جدول (١١-٤): درجات التوريث على النطاق العريض لتسع صفات ذات علاقة بتحمل الملوحة فى الطماطم مقدرة على ١٣٥ RILs من التلقيح ***S. lycopersicon* x *S. pimpinellifolium*** عند نموها فى شدِّ ملحى قدره صفر، و ١٠٠، و ٢٠٠ مللى مول كلوريد صوديوم.

الصفة	الشدّ الملحى (مللى مول كلوريد صوديوم)		
	صفر	١٠٠	٢٠٠
الوزن الجاف للنموات الخضرية	٠,١١	٠,١٥	٠,٢١
المساحة الورقية الكلية	٠,٧٢	٠,٧١	٠,٧٨
ماء النتح	٠,٦١	٠,٣٣	٠,٢٩
كفاءة استخدام المياه	٠,٥٣	٠,٤٨	٠,٥٩
تركيز الصوديوم [Na^+] بالأوراق	٠,٣٣	٠,٢٢	٠,٢٦
تركيز البوتاسيوم [K^+] بالأوراق	٠,٢٢	٠,٣٣	٠,٤٧
[K^+]/[Na^+] بالأوراق	٠,١٣	٠,٣٣	٠,٤٩
تركيز الصوديوم (Na^+) إلى الفقد فى المساحة الورقية	—	٠,٢٣	٠,٥٠
انتقال الصوديوم Na^+ للنموات الخضرية	—	٠,٤٠	٠,٢٦

ولقد أُجريت دراسة لتحديد QTLs لتحمل الملوحة فى الطماطم خلال مرحلة النمو الخضرى، واستخدمت فيها سلالة الطماطم الحساسة للملوحة NC84173 كأم وكأب رجعى، والسلالة المتحملة للملوحة LA722 من *L. pimpinellifolium* (متحملة فى كل من مرحلتى إنبات البذور ونمو البادرات)، وأجرى التقييم لتحمل الملوحة فى مزارع مائية تحتوى على ٧٠٠ مللى مول من كلوريد الصوديوم + ٧٠ مللى مول من كلوريد الكالسيوم (EC = حوالى ٦٤ ديسى سيمنز/م). ولقد حُصل على تقدير قدره ٠,٥ لدرجة التوريث المتحققة realized heritability. وأمكن التعرف على خمسة مواقع جينية على الكروموسومات أرقام ١، ٣، ٥، ٦، ١١ تحمل QTLs جوهرية لتحمل الملوحة. وباستثناء الـ QTLs التى تحددت على الكروموسوم رقم ٣، فإن جميع الـ QTLs الأخرى كان فيها الآليل الإيجابى فى تحمل الملوحة مُتحصل عليه من السلالة البرية LA722. ومن بين الخمسة QTLs، كانت ثلاثة (تلك التى تقع على الكروموسومات أرقام ١، ٣، ٥) قد سبق تحديدها لصفة تحمل الملوحة فى مرحلة إنبات البذور فى دراسة أخرى، وأعيد تأكيدها فى هذه الدراسة. هذا .. بينما لم يمكن التعرف فى هذه الدراسة على واحدة — فقط — من المواقع التى أمكن التعرف عليها فى الدراسة السابقة. ولقد حُصِل على عائلات BC_1S_1 كانت تحتوى على معظم الـ QTLs لتحمل الملوحة — أو كلها — وكان مستوى تحملها للملوحة مماثلاً لمستوى تحمل السلالة LA722 (Foolad وآخرون ٢٠٠١).

واعتمادًا على عشيرة جيل ثانٍ من ٢٥٠٠ نبات لتلقيح بين سلالة الطماطم UCT5 وسلالة *L. pennellii* المتحملة للملوحة LA716 أمكن التعرف على خمسة QTLs على الكروموسومات أرقام ١، و ٣، و ٧، و ٨، و ١٢ كانت ذات تأثيرات جوهرية على تحمل الملوحة خلال مرحلة إنبات البذور. وتأكدت صحة تلك النتائج بدراسات أخرى عديدة استخدمت فيها عشائر من تلقيحات أخرى شملت: *L. esculentum* x *L. pennellii*، و *L. esculentum* x *L. pimpinellifolium*، وأكدت الدراسة التى استخدم فيها *L. pimpinellifolium* كمصدر لتحمل الملوحة معظم الـ QTLs التى سبق التعرف عليها، وأضافت اثنتان جديدتان على الكروموسومين رقما ٢، و ٩. وتبين — كذلك —

من جميع الدراسات أن قدرة بذور الطماطم على الإنبات فى الملوحة العالية يتحكم فيها عدد قليل من الجينات ذات تأثير رئيسى بالإضافة إلى عديد من جينات أخرى ذات تأثير محدود، كما لم تظهر تفاعلات تفوق بين الـ QTLs التى أمكن التعرف عليها، أو كانت تلك التفاعلات صغيرة (عن Foolad ٢٠٠٤).

وقد أمكن التعرف على سلالات متحملة للملوحة من كل من الأنواع البرية التالية:

S. cheesmaniae	*S. peruvianum*	*S. pimpinellifolium*
S. pennellii	*S. chmielewskii*	*S. habrochaites*

وأظهرت سبعة QTLs على الكروموسومات أرقام ١، و ٢، و ٣، و ٧، و ٨، و ٩، و ١٢ قدرة أفضل على الإنبات فى ظروف الملوحة فى عشائر انعزالية متنوعة استُمِدت من كل من السلالة LA716 من *S. pennellii* و السلالة LA7222 من *S. pimpinellifolium*.

كذلك أمكن التعرف على ثلاثة QTLs مسئولة عن تحمل الملوحة فى مرحلة النمو الخضرى على الكروموسومات أرقام ٣، و ٥، و ٩، وكانت مستمدة من السلالة LA7222 (عن Li وآخرين ٢٠١١).

كذلك استخدمت عشيرتين ناتجتين من التلقيح بين الطماطم وكل من السلالة LA716 من *Solanum pennellii* والسلالة LA2951 من *Solanum lycopersicoides* للتعرف على QTLs لتحمل الملوحة فى مرحلة البادرة. ولقد أمكن فى العشيرة التى حصلت على مقاومتها من *S. pennellii* التعرف على أربعة QTLs رئيسية على الكروموسومات أرقام ٦، و ٧، و ١١، بينما أمكن فى العشيرة الأخرى تحديد ستة QTLs رئيسية على الكروموسومات أرقام ٤، و ٦، و ٩، و ١٢. وتشير الأدلة على أن الـ QTLs المشتركة على الكروموسوم رقم ٦ خاصة بالطماطم. وبالتلقيح بين ثلاث introgression lines (اختصارًا: ILs) من تلك الخاصة بـ *S. pennellii* — تحمل QTLs على الكروموسومين ٦، و ٧ — أظهرت تلك المواقع سيادة وشبه سيادة semi-dominance، وتفاعل غير إضافى وتفوق بينها (Li وآخرون ٢٠١١).

طبيعية القدرة على تحمل الملوحة

تُشير كل الدلائل على أن ضعف إنبات البذور فى الملوحة العالية يرجع إلى زيادة الضغط الأسموزى للمحلول الأرضى، وليس إلى أى تأثيرات سامة لأيونات معينة. وفى إحدى الدراسات دُرس إنبات بذور سلالات حساسة وأخرى متحملة للملوحة من كل من الطماطم و *L. pimpinellifolium* فى بيئات متساوية فى جهدها المائى (حوالى ٧٠٠ كيلو باسكال، أى حوالى ١٥ ديسى سيمنز/م) تحتوى على أى من كلوريد الصوديوم أو كلوريد المغنيسيوم أو كلوريد البوتاسيوم، أو كلوريد الكالسيوم، أو السوربيتول sorbitol، أو السكروز، أو المانيتول mannitol، ووجد أن تحمل الملوحة أثناء إنبات البذور كان مرده إلى التأقلم على انخفاض الجهد المائى، وليس إلى أى تأثيرات لأى أيونات معينة (عن Foolad ٢٠٠٤).

وتبين — لدى مقارنة تأثير التركيزات المرتفعة من الملوحة فى كل من الطماطم والنوع البرى *L. cheesmanii* المقاوم للملوحة — ما يلى:

١- حدثت فى كليهما زيادة فى محتوى النباتات من النيتروجين الأمينى والحموضة الحرة، وكانت الزيادة فى الطماطم أكبر مما فى النوع البرى.

٢- كان الحامض الأمينى برولين Proline أكثر الأحماض الأمينية تأثرًا بزيادة الملوحة.

٣- حدثت كذلك زيادة واضحة جدًّا فى تركيز الحامض الأمينى أسبارتك aspartic مع زيادة الملوحة، إلا أنه لم تظهر اختلافات بين الطماطم والنوع البرى فى هذا الشأن.

٤- صاحبت زيادة الملوحة زيادة كبيرة فى نسبة المواد الصلبة الذائبة الكلية فى الثمار.

٥- تراكمت بأوراق النوع البرى كميات كبيرة من الصوديوم دون أن يتأثر بشدة، أو تبدو عليه علامات التسمم من الصوديوم، بينما لم يحدث ذلك التراكم فى أنسجة أوراق الصنف الحساس VF 36 (Rush & Epstein ١٩٧٦).

وبينما لم تتحمل نباتات الطماطم من صنف Walter النمو فى محلول مغذٍ يحتوى

على ٢٠٠ مللى مول من الصوديوم Na^+، فإنها نمت وتحملت نفس التركيز من البوتاسيوم K^+، وحدث العكس تمامًا مع نباتات السلالة LA1401 من *L. cheesmanii*، حيث لم تتحمل تركيز ٢٠٠ مللى مول من البوتاسيوم، ولكنها نمت وتحملت نفس التركيز من الصوديوم.

وبينما تراكم الصوديوم — بحرية — فى النموات الخضرية للسلالة البرية فى تركيزات ٥—١٠٠ مللى مول من كلوريد الصوديوم، فإن نباتات الصنف Walter استبعدت الصوديوم من الأوراق وكان العنصر سامًّا لها. كذلك كان الصوديوم محفزًا لنمو نباتات النوع البرى، وأمكنها الاعتماد عليه — كبديل للبوتاسيوم — عندما لم يتوفر الأخير بالقدر الكافى للنمو الطبيعى، لكن ذلك الأمر لم يحدث مع نباتات الصنف Walter. وتبين — كذلك — أن نباتات النوع البرى كانت أكثر كفاءة فى امتصاصها للبوتاسيوم — عندما كان تركيزه منخفضًا أو معتدلاً (من ٠,٠١ إلى ٠,١ مللى مول كلوريد صوديوم) — عن نباتات الصنف Walter. هذا ولم تظهر اختلافات يعتد بها بين الطماطم والنوع البرى فيما يتعلق بالكلورين (Rush & Epstein ١٩٨١أ).

وقد قارن Rush (١٩٨٦) هذه السلالة من *L. cheemanii* ببعض أصناف الطماطم، ووجد أن النوع البرى هو الأكثر قدرة على تحمل الملوحة؛ وكان مردّ ذلك إلى قدرته على تحمل تراكم الصوديوم فى أوراقه، وهو العنصر الذى امتصه النوع البرى ونقله إلى الأوراق بمعدلات أكبر من الطماطم؛ حيث تركز فى أماكن معينة منها .. وهو ما يعرف باسم Compartmentation.

كانت الدراسات السابقة ترتكز على كون السلالة LA1401 أكثر تحملاً للملوحة من أصناف الطماطم التى قورنت بها؛ ولكن دراسات أخرى — سبقت الإشارة إليها (Hassan & Desouki ١٩٨٢، و Mahmoud وآخرون ١٩٨٦) — أوضحت خلاف ذلك؛ حيث كانت هذه السلالة أكثر حساسية للملوحة من أصناف الطماطم التى قورنت بها، وبالرغم من ذلك .. فلم يتغير نمط تراكم الأملاح بها .. فعندما قارن

Mahmoud وآخرون (١٩٨٦) هذه السلالة (التى كانت أكثر حساسية للملوحة فى اختبارهم) بالصنفين: أيس (المعروف بحساسيته للملوحة) وإدكاوى (الذى كان أكثر تحملاً للملوحة) .. وجدوا أن أوراق السلالة البرية والصنف إدكاوى احتوت على تركيزات أعلى من أيونات الصوديوم والكالسيوم والكلور، وتركيزات من أيون البوتاسيوم أقل من أوراق الصنف أيس. الذى كان – كذلك – أقل عصيرية Succulence من أى منهما تحت ظروف الملوحة.

ويستدل من الدراسات التى أجريت على النوع البرى *L. pennellii* على أن الصوديوم يتراكم فى نباتاته تحت ظروف الملوحة، بينما يقل تركيز البوتاسيوم فيها، مقارنة بما يحدث فى ظروف غياب الملوحة، وربما يرجع ذلك إلى ضعف كفاءة النباتات فى استبعاد أيون الصوديوم وامتصاص البوتاسيوم فى ظروف الملوحة العالية (عن Tal ١٩٨٤).

ويبدو أن التركيز المطلق للأيونات المختلفة فى الأنسجة النباتية – تحت ظروف الملوحة العالية – لا يرتبط بمقاومة النباتات للملوحة، كما تدل على ذلك دراسات Sacher وآخرين (١٩٨٣). وقد قارن الباحثون صنف الطماطم New Yorker بالسلالة P.I.246502 من النوع البرى *L. pennellii*، و ١٦ سلالة تربية ناتجة من التهجين بينهما تحت ظروف الملوحة (٠,١ مول كلوريد صوديوم)، وفى الظروف العادية. وقد أظهرت هذه الدراسة وجود مجال واسع من القدرة على تحمل الملوحة فى سلالات التربية التى كانت أكثر تحملاً من الصنف التجارى. وكان النمو تحت ظروف الملوحة مرتبطًا – بشكل جوهرى – بالقدرة النسبية لتنظيم تراكم الصوديوم بأوراق النباتات، بينما لم يوجد أى ارتباط بين القدرة على النمو تحت الظروف الملحية وبين التركيز المطلق لأى من الصوديوم أو الكلورين بأوراق النباتات فى هذه الظروف. وتُحَدَّد القدرة النسبية لتنظيم تراكم الصوديوم بأنها نسبة الأيون بأوراق النباتات النامية تحت الظروف الملحية إلى نسبته بأوراق نفس التركيب الوراثى عند نموه فى الظروف العادية. وتدل النسبة المنخفضة على زيادة قدرة النبات التنظيمية للأيون.

وقد بينت دراسة أخرى لـ Sacher (١٩٨٢) أن القدرة على تحمل الملوحة في هذه السلالات كان مردها إلى القدرة على تنظيم استبعاد أيون الصوديوم، مع زيادة في قدرة الأنسجة على تحمل الزيادة المتوسطة في تركيز الملح.

كذلك تبين لدى مقارنة صنف الطماطم الحساس للملوحة E6203 بالصنف المقاوم Edkawy (Hashim وأخرون ١٩٨٨) في مستويات مختلفة من الملوحة أنه — مع زيادة الملوحة — حل الصوديوم محل البوتاسيوم بدرجة واحدة في جذور الصنفين. لكن هذا الإحلال للبوتاسيوم اختلف بين الصنفين في الأنسجة الأخرى التي درست؛ حيث أبقى الصنف المقاوم على تركيزات أعلى من البوتاسيوم في السيقان والأوراق في مختلف مستويات الملوحة. ومع زيادة الملوحة .. حافظ الصنف Edkawy على نسبة أفضل بين ايوني البوتاسيوم والصوديوم في كل الأنسجة، وبين أيوني الكالسيوم والصوديوم في الجذور عن الصنف الحساس E6203. أما أيون الكلورين .. فقد كان الأنيون الرئيسي المؤثر في حالة التوازن في النبات؛ فقد تراكم — بدرجة أكبر — في الجذور، وبدرجة أقل في السيقان والأوراق في الصنف الحساس مما في الصنف المقاوم — خاصة في المستويات العالية من الملوحة (حتى ٢٥٠ مللي مول كلوريد صوديوم) — بينما كانت مستويات الصوديوم أقل في الجذور وأعلى في الأوراق في الصنف المقاوم (Hashim وآخرون ١٩٨٨أ).

وبينما أدت زيادة الملوحة إلى خفض الجهد المائي لأوراق الطماطم، فإن هذا الانخفاض كان أكثر وضوحًا في النباتات الصغيرة للصنف رتجرز والطفرة rin عما في الصنف إدكاوى الذى أظهر نموًا طبيعيًّا وانخفاضًا بسيطًا في الجهد المائي للأوراق خلال الأيام التسعة الأولى من المعاملة بالملوحة. وقد بدا أن الجهد المائي للأوراق كان أكثر ارتبطًا بمحتوى الأوراق من الكلورين عن ارتباطه بمحتواها من الصوديوم. وكانت أوراق الصنف إدكاوى الأعلى في محتوى الكالسيوم ونسبة المادة الجافة في الأوراق (Atta-Aly وآخرون ١٩٩٣).

وعندما رويت سلالات من ٤ أنواع من الجنس *Lycopersicon*، هي *L.*

esculentum، و *L. pennellii*، و *L. cheesmanii*، و *L. peruvianum*، وعشائر من التهجينات بينها بماء ملحى تحت ظروف الحقل، ثم قُدر تركيز عناصر الصوديوم والبوتاسيوم والكالسيوم والمغنيسيوم فى كل من الأوراق والسيقان، كانت النتائج كما يلى:

١- كانت نسبة البوتاسيوم إلى الصوديوم فى أوراق وسيقان التراكيب الوراثية المتحملة للملوحة أعلى تحت ظروف الملوحة، وكان تأثرها بالملوحة معتدلاً مقارنة بالتراكيب الوراثية الحساسة.

٢- كان تركيز الكلورين فى الأوراق ونسبة الكلورين فى الأوراق إلى نسبته فى السيقان أقل فى السلالات البرية المتحملة للملوحة وفى الجيل الأول *L. esculentium* x *L. pennellii* عما فى صنف حساس من *L. esculentum*.

٣- حدث تنظيم لنسبة البوتاسيوم إلى الصوديوم – فقط – فى سلالات الطماطم والسلالات البرية المتحملة للملوحة، بينما حدث تنظيم للكلورين فى الأوراق – فقط – فى السلالات البرية.

٤- ارتبطت كمية المادة الجافة بالنبات إيجابيًّا مع كل من نسبة البوتاسيوم إلى الصوديوم فى السيقان، وسلبيًّا مع تركيز الكلورين فى الأوراق والسيقان (Saranga وآخرون ١٩٩٣).

وعن مستوى البرولين Proline فى النباتات المعرضة لظروف الملوحة .. سبقت الإشارة إلى ما وجده Rush & Epstein (١٩٧٦) من أنه أكثر الأحماض الأمينية تأثرًا بزيادة الملوحة. وقد قارن Kartz & Tal (١٩٨٠) مستوى البرولين المتراكم فى أنسجة الكالوس المتحصل عليها من أوراق أصناف الطماطم التجارية والنوع البرى *L. peruvianum* فى بيئات مختلفة تحتوى على كلوريد الصوديوم أو البرولين. ووجد الباحثان أن مستوى البرولين الطبيعى – فى أنسجة الكالوس الخاصة بالأصناف التجارية ازداد – عند تعرضها لزيادة كلوريد الصوديوم – بدرجة أكبر مما حدث فى أنسجة النوع البرى، وكان مماثلاً لما يحدث – عادة – فى النباتات الكاملة لدى

تعرضها لظروف قاسية. وقد تراكم البرولين فى أنسجة الكالوس النامية فى بيئة أضيف إليها البرولين بدرجة واحدة فى الطماطم والنوع البرى، إلا أن تركيز الحامض الأمينى تناقص فى أنسجة الكالوس – مع الوقت – فى النوع البرى بدرجة أكبر مما فى الطماطم.

وقد أدت معاملة نباتات الطماطم بالملوحة إلى تثبيط النمو وخفض محصول الثمار، وإلى زيادة تركيز أيونا الصوديوم والكلورين فى الأوراق، وكان تراكمهما بدرجة أكبر فى الأوراق البالغة عما فى الأوراق الحديثة، بينما كان تراكم البرولين فى الأوراق الصغيرة النامية بدرجة أكبر كثيرًا عما فى الأوراق البالغة، وكان الصنف VF145 أكثر حساسية قليلاً للملوحة عن الصنف إدكاوى (Soliman & Doss ١٩٩٢).

ويزداد التحول من حامض الجلوتامك إلى البرولين فى النوع البرى المتحمل *L. pennellii* بزيادة الشدّ الملحى (Santa-Cruz وآخرون ١٩٩٩).

هذا .. ويزداد تركيز الـ myo-inositol فى نباتات الطماطم التى تؤقلم على الملوحة إلى درجة أنه يشكل حوالى ثلثا المواد الكربوهيدراتية الذائبة فى الأوراق وحوالى ثلاثة أرباع المواد الكربوهيدراتية الذائبة فى الجذور فى النباتات المؤقلمة على الملوحة؛ الأمر الذى يحدث فى خلال ثلاثة أيام من تعريض النباتات لـ ١٠٠ مللى مول من كلوريد الصوديوم بالإضافة إلى الأملاح المغذية لمحلول هوجلند المغذى. وبينما يزداد – كذلك – تركيز السكريات السداسية الحرة والسكروز بمجرد التعرض للملوحة العالية، فإنها تعود إلى مستواها الطبيعى فى نهاية فترة الثلاثة أيام، بينما يستمر تركيز الـ myo-inositol عاليًا، هذا مع العلم بأن النمو يتوقف خلال فترة الأيام الثلاثة، ثم تعاود النباتات – التى تكون قد تأقلمت على الملوحة – نموها – بمعدل منخفض – بعد ذلك. وبدراسة مستوى الـ myo-inositol فى نباتات *L. pennellii* المتحملة للملوحة والسلالات المتحملة والحساسة للملوحة المنتخبة من التلقيح بينها وبين الطماطم فى الـ BC_1 والـ F_8، كان مستواه أعلى ما يمكن فى أكثر التراكيب الوراثية تحملاً للملوحة، ومتوسطًا فى الصنف

العادى، ومنخفضًا فى التراكيب الوراثية الحساسة، وذلك بعد المعاملة بالملح (Sacher & Staples ١٩٨٥).

ووجد فى دراسة أجريت على ١٠ أصناف تجارية من الطماطم لتحمل الملوحة أن أكثرها تحملاً (الصنفان Brillante، و Jaguar) تميزا بانخفاض امتصاصهما لكل من الصوديوم والكلوريد، وانخفاض تراكم هذين الأيونين فى نمواتهما الخضرية، مع زيادة امتصاصهما للبوتاسيوم، وزيادة تمثيلهما للسكروز والمواد الكاروتينية ومجموعات الثيول thiol، مع ما ترتب على ذلك من انخفاض فى كل من الـ lipid peroxidation، والأضرار التأكسدية فيهما. ولقد ترتب على ذلك كله زيادة فى إنتاج الكتلة الحيوية فى هذين الصنفين مقارنة بالأصناف الأخرى المختبرة. وتؤكد هذه الدراسة — كذلك — أهمية نسبة الـ K^+/Na^+ العالية، والمحتوى العالى من السكروز، ومضادات الأكسدة فى تحمل الملوحة (Juan وآخرون ٢٠٠٥).

وقد دُرست ظاهرة الـ epinasty (ميل نصل الأوراق إلى أسفل) فى ثلاثة أصناف من الطماطم (هى: Edkawy، و Ramy، و Vemar، بترتيب تنازلى لتحملها للملوحة)، وإحدى سلالات النوع البرى المتحمل للملوحة *L. cheesmanii* لدى تعريضها لأربعة مستويات من الشدِّ الملحى (هى: صفر و ٥٠، و ١٠٠، و ٢٠٠ مللى مول كلوريد صوديوم)، ووجد أن الـ epinasty تزداد بزيادة مستوى الملوحة حسب التركيب الوراثى، وعمر الورقة، ومدة التعرض للشدِّ الملحى. كذلك ازداد الإنتاج النسبى للإثيلين من أعناق الأوراق بزيادة الشدِّ الملحى. وقد أظهرت الأصناف المتحملة للملوحة درجة أقل من الـ epinasty وقدرًا أقل من الإنتاج النسبى للإثيلين (El-Iklil وآخرون ٢٠٠٠).

التربية لتحمل الملوحة

قام Rush & Epstein (١٩٨١) بتهجين صنف الطماطم Walter مع السلالات LA1401 من النوع البرى *L. cheesmanii* f. *minor*، وأنتجا الجيلين الأول والثانى، والتهجينات الاختبارية، والجيل الثالث للتهجين الرجعى الأول إلى صنف الطماطم. وقد

انتخبا من هذا الجيل الرجعى الأول سلالات كانت على درجة عالية من القدرة على تحمل الملوحة؛ حيث أمكنها البقاء، وأنتجت محصولاً من الثمار، بالرغم من ريها بمحاليل مغذية، وصلت فيها نسبة ماء البحر إلى ٧٠٪.

وقد حصل Hassan & Desouki (١٩٨٦) — كذلك — على سلالات متشابهة فى الجيل الثانى للتلقيح الرجعى الأول بين صنف الطماطم Peto 86 ونفس السلالة البرية السابقة.

كما حصل Sacher وآخرون (١٩٨٢) أيضًا على سلالات قادرة على تحمل الملوحة، ولكن من الجيل التاسع للتلقيح الرجعى الأول إلى الطماطم بعد التلقيح بين صنف الطماطم New Yorker والسلالة P.I. 246502 للنوع البرى *L. pennelii*.

كذلك أُنتج صنف طماطم للتصنيع متحمل للملوحة بتلقيح أحد أصناف التصنيع مع *L. pennellii*، ثم أتبع ذلك بأربع دورات من الانتخاب المتكرر (Shannon ١٩٩٧).

هذا فضلاً عن انتخاب المزارعين فى شمال مصر للصنف إدكاوى المتحمل للملوحة تحت ضغط ملحى عالٍ على الصنف سوبر مارمند المنزرع على مياه الصرف الزراعى عالية الملوحة (Hassan & Desouki ١٩٨٢).

هذا .. وبالمقارنة مع وراثة تحمل الملوحة فى مراحل النمو التالية للإنبات ونمو البادرات فى الطماطم، فإن وراثة تلك الصفة فى مرحلتى الإنبات والنمو الأوّلى للبادرات كانت أقل تعقيدًا وأقل تأثرًا بالعوامل البيئية؛ بما يعني إمكان تحسين تلك الصفة بالانتخاب للشكل المظهرى أو بالانتخاب المساعد بالمعلمات الوراثية marker assisted selection (اختصارًا: MAS). ولكن باعتبار أن مصادر التحمل معظمها برية، فإن الانتخاب المساعد بالمعلمات الوراثية يكون أكثر فاعلية. وتفيد هذه الطريقة فى الانتخاب — كذلك — فى تجميع جينات التحمل من مصادر مختلفة، ولمراحل نمو مختلفة معًا فى تركيب وراثى واحد؛ فيما يعرف بعملية تهريم الجينات pyramiding (عن Foolad ٢٠٠٤).

تربية البطاطس

من بين الصفات التى استخدمت فى قياس مدى تحمل الملوحة فى البطاطس والأنواع البرية القريبة منها: القدرة على البقاء، والنمو النسبى لكل من المجموع الخضرى والجذور، والوزن الطازج لكل منهما، وطول النبات، ومساحة الورقة، والمحتوى الرطوبى.

ولقد وجد أن معاملة سلالات البطاطس الثنائية التضاعف (Solanum *tuberosum* x wild relatives) بداية من مرحلة وضع الدرنات ولمدة ٣٠ يومًا بتركيزات من الملوحة تراوحت من صفر إلى ٣٠٠ مللى مول كلوريد صوديوم أن تركيز ١٠٠–١٥٠ مللى مول كلوريد صوديوم كان الأفضل للتمييز بين المستويات المختلفة لتحمل الملوحة. وتبين أن تحمل الملوحة النسبى فى تلك السلالات كان أوضح ما يكون فى كل من صفتى النمو الخضرى والمحتوى الرطوبى، عما كان عليه الحال فى صفتى الوزن الجاف لكل من النمو الخضرى والجذرى (Shaterian وآخرون ٢٠٠٨).

ولقد وجد أن أصناف البطاطس 79029، و Kangsu 53، و Cip 24 كانت الأكثر تحملاً لظروف الملوحة العالية فى الأراضى الصودية الملحية (Kang وآخرون ١٩٩٥).

تربية الفلفل

من بين أصناف وسلالات الفلفل التى وجد أنها قد تفيد كمصدر لجينات القدرة على الإنبات فى ظروف الشدّ المحلى ما يلى:

Ilica 250	Demre
Bagci Carliston	11-B-14
Yalova Carliston	Mini Aci Sivri
	Yaglik 28

وفى تونس .. لم يتأثر المجموع الجذرى للصنف المتحمل للملوحة Beldi بالشدّ الملحى، وكان محصوله تحت ظروف الشدّ الملحى العالى أعلى جوهريًّا من محصول الأصناف التى اختبرت معه (de la Pena & Hughes ٢٠٠٧).

تربية البامية

وجد أن وراثة الصفات المؤثرة فى تحمل الملوحة فى مرحلة البادرة فى البامية يتحكم فيها عوامل وراثية ذات تأثير إضافى وكذلك غير إضافى متمثلاً فى السيادة والتفوق. وقد تراوحت تقديرات درجة التوريث على النطاق الضيق من ٤٠٪ إلى ٦٥٪، ومن ٧٪ إلى ٧٠٪، بينما تراوحت تقديرات درجة التوريث على النطاق العريض من ٦٥٪ إلى ٩٩٪، ومن ٢٠٪ إلى ٩٩٪ للقيم المطلقة والنسبية، على التوالى. ويستدل من ارتفاع التأثيرات الإضافية لجينات التحمل فيما يتعلق بتركيز الصوديوم المطلق، ونسبة تركيز البوتاسيوم إلى الصوديوم، وتركيز الصوديوم النسبى عند ٨٠ مللى مول كلوريد صوديوم إمكانية الانتخاب لتحسين صفة التحمل من خلال الانتخاب لتلك الصفات (Ulhaq وآخرون ٢٠١٠).

تربية الخيار

درس Jones وآخرون (١٩٨٩) تأثير سبعة تركيزات من الملوحة (من EC صفر إلى ١٥ مللى موز/سم) على ستة أصناف من الخيار، وأوضحت تلك الدراسة وجود ارتباط فى أحد الأصناف — بين طول البادرة عند EC ٩,٠ والمحصول النسبى عند EC ٤,٠.

وبدراسة وراثة تحمل الملوحة فى العشائر الوراثية للتلقيح بين سلالة الخيار المتحملة للملوحة P.I.177361 وغير المتحملة P.I.19240 عند درجة توصيل كهربائى ٩,٥ ديسى سيمنز/م، وجد أن صفة التحمل يتحكم فيها جين واحد رئيسى سائد وكثير من الجينات الثانوية. وقد تراوحت درجة التوريث على النطاق الضيق لصفة تحمل الملوحة بين ٤٠,٩، و ٨٥,٨٪ (Jones ١٩٨٤). وفى المقابل .. يذكر Pierce & Wehner (١٩٩٠) أن صفة القدرة على تحمل الملوحة تتوفر فى الخيار، ويتحكم فيها جين واحد متنح، يأخذ الرمز sa.

تربية القاوون (الكنتالوب)

قام Shannon وآخرون (١٩٨٤) بتقييم ٣٩ صنفاً وسلالة من *C. melo* للقدرة على إنبات البذور، وبزوغ البادرات فى محلول ملحى بتركيز -٠,٦ باراً (ضغط جوى)، يتكون من

مخلوط من كلوريد الصوديوم وكلوريد البوتاسيوم؛ بنسبة مولارية مقدارها ٢:١. كما قيم الباحثون نمو البادرات فى مزرعة رملية تحت ظروف الصوبة، كانت تروى فيها النباتات بمحلول مغذٍ ملحى يبلغ ضغطه الأسموزى -٠,٣، أو -١,٧، أو -٣,٣ بارًا. وقد أدت الملوحة العالية إلى إنقاص النمو، ولكن ظهرت اختلافات كبيرة بين الأصناف والسلالات المختبرة فى قدرة بذورها على الإنبات، وقدرة بادراتها على النمو تحت ظروف الملوحة.

ومن ناحية أخرى .. اختبر Anstasio وآخرون (١٩٨٨) سبع سلالات من خمسة أنواع برية من الجنس *Cucumis* لمقاومة الملوحة، ولم يعثروا على مقاومة تذكر فى أى منها.

تربية الخس

عثر Shannon (١٩٨٠) على اختلافات بين نباتات صنف الخس Empire — من حيث القدرة على تحمل الملوحة — وتمكن الباحث من عزل سلالات نقية أكثر قدرة على تحمل الملوحة من الصنف الأصلى، إلا أنه لم يحدث مزيد من التحسن فى الصفة بمزيد من الانتخاب، وهو الأمر المتوقع بالنسبة لمحصول ذاتى التلقيح كالخس.

وفى دراسة أخرى .. وجد Shannon & McCreight (١٩٨٤) اختلافات بين ١١٥ سلالة من الخس — من حيث القدرة على تحمل الملوحة — تزيد على الاختلافات التى ظهرت بين الأصناف التجارية. وقد اعتمد تقييمهما لتلك الصفة على مقارنة النمو النباتى تحت ظروف الملوحة العالية.

تربية الفراولة

أمكن باختبار إنبات البذور ونمو البادرات على بيئة تحتوى على ٢٠٠ مللى مول من كلوريد الصوديوم الحصول على ١٨ سلالة خضرية متحملة للملوحة من الفراولة بعد تقييم عشيرة من بذور الفراولة جُمعت من نباتات السلالة الخضرية Pau/27 التى كانت قد انتخبت — أصلاً — بتقييم بذور ناتجة من التلقيح الذاتى للصنف Paula على نفس البيئة (Dziadczyk وآخرون ٢٠٠٣).

تربية البصل

أوضحت اختبارات Wannamaker & Pike (١٩٨٧) — التى أجريت على مقاومة الملوحة فى خمسة أصناف من البصل — عدم وجود علاقة بين القدرة على الإنبات، والقدرة على النمو فى مستويات مختلفة من الملوحة، وكانت جميع الأصناف المختبرة حساسة للملوحة؛ فيما عدا الصنف Texas Grano 1015Y، الذى أنبتت بعض بذوره فى مستوى مرتفع من الملوحة، بلغ ٤٥٠ ملليموزًا.

دور التقنيات الحديثة فى التربية لتحمل الملوحة

أصبح الاتجاه الغالب — حاليًّا — لتحسين تحمل الملوحة فى النباتات بطريقتين، هما: (١) الهندسة الوراثية لتحويل النباتات وراثيًّا بجين واحد يتحكم فى نظام انتقال الأيونات لأجل إما استبعاد أيونا الصوديوم والكلورين من الأنسجة النباتية، وإما فصل هذين الأيونين فى حجيرات أو أنسجة خاملة، و (٢) الاستعانة بدراسات الـ QTLs والانتخاب المعتمد على المعلِّمات الوراثية (Loescher وآخرون ٢٠١١).

إن التقدمات الحديثة فى تقنيات الوراثة الجزيئية، بما فى ذلك التحول الوراثى، وخرائط المعلِّمات الوراثية، وتحليل الـ QTLs أسهمت جوهريًّا فى تحسين فهمنا للأسس الوراثية والفسيولوجية والكيميائية الحيوية لتحمل النباتات لمختلف ظروف الشدّ البيئى، وسهلت إنتاج نباتات متحملة لبعض ظروف الشدّ البيئى. فمثلاً .. حدث تقدم جوهرى فى التعرف على جينات أو إنزيمات أو مركبات ذات تأثيرات جوهرية على تحمل الملوحة فى النباتات على مستوى الخلية أو الأعضاء. ونتج عن التحكم فى التعبير عن مثل هذه الجينات أو الإنزيمات أو المركبات — أو إنتاجها — من خلال تقنيات الهندسة الوراثية .. نتج عن ذلك إنتاج نباتات على درجة عالية من تحمل الملوحة فى أنواع نباتية متباينة. كذلك سمحت تقنيات المعلِّمات الوراثية الجزيئية فى التعرف على الـ QTLs ذات التأثير الجوهرى على تحمل الملوحة خلال مختلف مراحل النمو النباتى، وإجراء المقارنات بينها (عن Foolad ٢٠٠٤).

ولقد مكنت التقدمات التى حدثت فى تقنيات البيولوجيا الجزيئية تطوير معلِّمات الدنا DNA markers التى يمكن استعمالها فى التعرف على الـ QTLs. كما أسهم استعمال الـ QTLs فى تحسين كفاءة الانتخاب، وخاصة للصفات التى يتحكم فيها عديد من الجينات والتى تتأثر كثيرًا بالعوامل البيئية. ويقلل ذلك الاختبار كثيرًا من الوقت الذى يلزم لتقييم التراكيب الوراثية، ويقلل من تأثير العوامل البيئية عليها. وبالتعرف على مختلف الـ QTLs التى تتحكم فى مختلف الصفات المصاحبة لتحمل الملوحة، فإنه يكون بالإمكان تجميع (تهريم) أكبر قدر ممكن من تلك الصفات — فى تركيب وراثى واحد.

ويجرى تقييم تحمل الملوحة فى دراسات التحول الوراثى — عادة — باستخدام عدد قليل من البادرات أو النباتات البالغة فى تجارب معملية، أو فى الصوبات، ولا تتعرض فيها النباتات للظروف التى تسود فى الأراضى الملحية (مثل الـ pH القلوى، والحرارة العالية، والرطوبة النسبية المنخفضة، وتواجد أملاح صودية أخرى، وكذلك تواجد تركيزات عالية من السيلينيم والبورون). ويحتاج الأمر إلى تقييم الملوحة للنباتات المحولة وراثيًّا تحت ظروف الحقل، وخاصة تقييم محصولها فى تلك الظروف الملحية، وهو أمر يصعب تحقيقه بسبب عدم تجانس توزيع الملوحة فى الحقل، وتفاعل خاصية التحمل مع مختلف العوامل البيئية (عن Yamaguchi & Blumwald ٢٠٠٥).

الهندسة الوراثية لتحمل الملوحة

على الرغم من أن تحمل الملوحة صفة كمية، فإن التحويل الوراثى للنباتات بجين واحد يتحكم فى أى صفة من الصفات التى تُسهم فى تحمل الملوحة يمكن أن يفيد فى زيادة مقدرة النباتات المحولة وراثيًّا على تحمل الملوحة — ولو بقدر يسير — ولكنه يكون مفيدًا من وجهة نظر مربى النبات. ومن الأمثلة على ذلك التحول الوراثى للتحكم فى تمثيل بعض المركبات العضوية الذائبة التى تُسهم فى التعديل الأسموزى (فى عديد من النباتات)، وبالـ LEA gene (كما فى الأرز)، وبجين الـ Mn-SOD (فى الشوفان)، وبجين الخميرة HAL1 (فى الكنتالوب والطماطم) (عن Gisbert وآخرين ٢٠٠٠).

ومن بين عمليات التحول الوراثى التى أجريت لأجل زيادة القدرة على تحمل الملوحة، ما يلى:

- أنتجت نباتات تبغ محولة وراثيًّا لتحمل الملوحة ولذلك بالجينmtlD، الذى حُصِلَ عليه من البكتيريا *Escherichia coli*، والذى يجعل النباتات تنتج كميات محسوسة من المانيتول mannitol، وتبين أن النباتات التى حولت وراثيًّا بهذا الجين كانت أكثر تحملاً للملوحة عن قريناتها غير المحولة (عن Pharr وآخرين ١٩٩٥).

- أمكن تحويل الطماطم وراثيًّا بجين الـ oxalate oxidase؛ بهدف جعلها أكثر تحملاً للملوحة العالية. وأوضحت الدراسات تواجد نشاط إنزيم الـ oxalate oxidase فى جميع النباتات التى حولت وراثيًّا، وأن هذه النباتات أعطت محصولاً أعلى جوهريًّا تحت ظروف الشد الملحى - وكذلك تحت الظروف العادية - عما أعطته نباتات الكنترول. ولقد أثَّر الشد الملحى - كذلك - على مستوى نشاط الإنزيم فى كل من الثمار والجذور (Dessalegne وآخرون ١٩٩٧).

- من المعروف أن زيادة التعبير عن الجين HAL1 فى الخميرة *Saccharomyces cerevisiae* يجعلها أكثر تحملاً للملوحة، وذلك بجعلها تحتفظ بتركيزات عالية من البوتاسيوم مع تركيزات منخفضة من الصوديوم أثناء حالات الشدِّ الملحى. وبتحويل الطماطم وراثيًّا بهذا الجين أصبحت أكثر تحملاً للملوحة، كما كانت النباتات المحولة وراثيًّا أكثر قدرة على الاحتفاظ بالبوتاسيوم داخل الخلايا، حيث ظهر فيها ارتفاع واضح فى نسبة أيون البوتاسيوم إلى أيون الصوديوم عما فى النباتات غير المحولة وراثيًّا (Gisbert وآخرون ٢٠٠٠).

- كذلك أمكن تحويل القاوون وراثيًّا بهذا الجين: HAL1، وفى بيئات صناعية تحتوى على ١٠ جم كلوريد صوديوم/لتر أظهرت النباتات المحولة وراثيًّا قدرًا أعلى من التحمل للملح عن نباتات الكنترول، على الرغم من انخفاض نموها الجذرى والخضرى مقارنة بنمو النباتات المحولة وراثيًّا التى نُميت فى بيئة غير ملحية (Bordas وآخرون ١٩٩٧).

ولقد أمكن حتى عام ٢٠٠٣ إجراء التحويل الوراثى بنحو ٤٠ جينًا فى ١٣ نوعًا نباتيًا، كما هو مبين فى جدول (١١-٥).

هذا .. ويمكن الاستفادة من النبات المحب للملوحة *Thellungiella halophila* (حديث الاكتشاف) فى دراسات التربية لتحمل الملوحة فى النباتات. يتوطن هذا النبات التربة الملحية بالسواحل الشرقية للصين، وهو يصلح لأن يكون موديل وراثى. فهذا النبات يعد قريبًا وراثيًا من نبات الـ *Arabidopsis* (< ٩٠٪ تماثلاً فى النيكليوتيدات وتتابعها فى الدنا)، ويتشابه معه مورفولوجيًا وفى دورة الحياة. كما يقل حجم جينوم هذا النبات قليلاً عن ضعف حجم جينوم الـ *Arabidopsis*. والأهم أن *T. halophila* يمكن تحويله وراثيًا بطريقة غمس الأزهار floral dipping method، التى يشيع استخدامها فى الـ *Arabidopsis*؛ مما يمكن من إنتاج مئات الآلاف من الـ T-DNA insertion lines؛ بما يسمح بالتعرف على الطفرات والمسارات الأيضية المؤثرة فى تحمل الملوحة (Zhu ٢٠٠١).

تحويل النباتات وراثيًا بناقلات الأيونات

طَوَّرت النباتات آليات مختلفة لمنع أضرار الملوحة العالية؛ بخفض امتصاصها للصوديوم Na^+ أو تحديد تواجده (compartmentation) فى الفجوات العصارية. يتحرك أيون الصوديوم سلبيًا من خلال قناة أيونية عامة من البيئة الملحية إلى سيتوبلازم الخلايا النباتية، إلاّ أنه توجد – كذلك – أدلة على أن أيون الصوديوم يمكن أن يتحرك تحركًا نشطًا من خلال الـ Na^+/H^+ antiporters التى تبادل الـ Na^+ أو الـ Li^+ بالـ H^+، ويعتمد تنظيم امتصاص الـ Na^+ وتراكمه فى الخلايا النباتية على تنظيم مضخات البروتونات proton pumps، والـ antiporters التى تعمل عند كل من الغشاء البلازمى الخارجى والداخلى tonoplast المحيط بالفجوات العصارية. توجد الـ Na^+/H^+ antipoters فى جميع الممالك البيولوجية من البكتيريا إلى النباتات الراقية إلى الإنسان.

جدول (١١-٥): الأنواع النباتية التى حوّلت وراثيًا – حتى عام ٢٠٠٣ – بغرض زيادة قدرتها على تحمل الملوحة، والجينات التى استخدمت فى التحول الوراثى (عن Flowers ٢٠٠٤).

الأنواع النباتية المحولة وراثيًا
Arabidopsis thaliana
Brassica napus and *B. juncea*
Citrus (Carrizo citrange)
Cucumis melo (melon)
Diospyros kaki (Japanese persimmon)
Lycopersicon esculentum (tomato)
Medicago sativa (alfalfa)
Nicotiana tabaccum (tobacco)
Oryza sativa (rice)
Solanum melongena (eggplant)
Solanum tuberosum (potato)
Triticum aestivum (wheat)

الجينات التى استخدمت فى التحويل الوراثى
Apoplastic invertase, Apo-Inv
Arginine decarboxylase, ADC
Betaine aldehyde dehydrogenase, BADH; betB, choline dehydrogenase (CDH); choline oxidase, codA (glycinebetaine)
Ca^{2+}-dependent protein kinase, CDPK
Ca/H antiporter, CAX1
Calcium-binding protein, EhCaBP
Calicneurin; protein kinase, CaN
Ca protein kinase, OsCDPK7
Glutathione *S*-transferase, GST and glutathione peroxidase, GPX
Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase, GPD
Glycogen-synthase kinase-3, AtGSK1
Glutamine synthetase, GS2
Heat shock protein, DnaK/HSP70
High-affinity potassium transporter, *HKT1[a]
Isopentenyl transferase, ipt (increased cytokinin)
Late embryo abundant protein, HVA1 (a LEA)
Mannitol 1-phosphate dehydrogenase, mt1D (mannitol)
Myo-inositol *O*-methyltransferase, IMT1 (ononitol)
Omega-3 fatty acid desaturase, *fad7* (fatty acid processing)
Osmotin-like protein
Proline dehydrogenase: Delta (1)-pyrroline-5-carboxylate synthetase (proline)
Proline transporter, *AhProT1*
Proton sodium exchanger, *HNX1[a]
Putative transcription factor, Alfin1
Rare Cold Inducible gene 3, RCI3
Rice *Hal2* like, *RHL*
S-adenosylmethionine decarboxylase, SAMDC (spermine, spermidine)
Serine/threonine kinase, AT-DBF2
Sorbitol-6-phosphate dehydrogenase, SPD (sorbitol)
SR-like, putative splicing protein
Transcription factors, DREB1A; AhDREB1
Trehalose-6-phosphate synthase/phosphatase, TPSP (trehalose)
Yeast halotolerance gene, *Hal2*
Yeast halotolerance gene, *Hal1*
Yeast mitochondrial superoxide dismutase, Mn-SOD
Vacuolar H^+-pyrophosphatase, AVP1

وتعرف عدة عائلات من الـ Na^+/H^+ antipoters تتضمن ما يلى:

- NhaA و NhaB، و NhaC، و NhaD، و NapA فى الـ prokaryotes.
- SOD2، و Nha1 فى الفطريات.
- AtNHX1، و SOS1 فى الـ *Arabidopsis*.

ولقد استخدمت تلك الجينات لتحويل النباتات المختلفة وراثيًّا لأجل التحكم فى امتصاص الأيونات السامة، ومن ثم زيادة تحملها للملوحة (جدول ١١-٦).

إن أيون الصوديوم يمكنه دخول الخلية بواسطة عديد من حوامل أيون البوتاسيوم، والتى منها AtHKT1 من *Arabidopsis*، الذى وجد أنه يمكنه العمل كحامل متخصص للصوديوم، وبدرجة أقل كحامل للبوتاسيوم. ويفيد هذا الجين فى تجميع الصوديوم فى الفجوات العصارية، وذلك كما ثبت فى الطماطم المحولة وراثيًّا به، والتى كانت قادرة على النمو والإزهار وعقد الثمار فى وجود تركيز ٢٠٠ مللي مول من كلوريد الصوديوم. وبرغم أن أوراق هذه النباتات تراكم فيها تركيزات عالية من الصوديوم، فإن ثمارها لم توجد بها سوى كميات قليلة من العنصر. وحدث أمر مماثل فى نباتات لفت الزيت التى حولت وراثيًّا بالجين AtNHX1 التى تراكم الصوديوم بأوراقها دون أن يتأثر فيها محصول البذور أو جودة الزيت.

وأدى تحويل الأرز وراثيًّا بالجين OsNHX1 من النبات المحب للملوحة *Atriplex gmelini* (وهو Na^+/H^+ antiporter) إلى جعله متحملاً للملوحة.

ولقد أظهرت النباتات التى حولت وراثيًّا بمختلف جينات الـ NHX1، والتى كان منها: الذرة والقمح المحولان وراثيًّا بالجين AtNHX1 من *Arabidopsis*، ولفت الزيت المحول وراثيًّا بالجين BnNHX1، والشعير المحول وراثيًّا بالجين HbNHX1 من *Hordeum brevisubculatum*، والقطن المحول وراثيًّا بالجين GhNHX1 من *Gossypium hirsutum*، وجميع هذه الجينات تعد vacular Na^+/H^+ antiporters (Yamaguchi & Blumwald ٢٠٠٥). ويعطى جدول (١١-٧) مزيدًا من الأمثلة على عمليات التحول الوراثى بطريق ناقلات الأيونات.

جدول (١١-٦): تحسين تحمل الملوحة بالتحويل الوراثي باستعمال جينات الـ ion transporters (عن Ashraf & Akram ٢٠٠٩).

الجين	النبات المحول وراثيًا	مصدر الجين	الصفة المحسنة	نوع الاختبار	التحسن فى النمو تحت ظروف الشدّ الملحى
Vacular Na^+/H^+ antiporter AgNHX1	الأرز	*Atriplex gmelini*	زيادة ٨ أضعاف فى نشاط الـ vacular-type Na^+/H^+ antiporter	الصوبات والمزارع المائية	٥٠٪-١٠٠٪ بقاء للبادرات
vacular Na^+/H^+ antiporter PgNHX1	الأرز	*Pennisetum glaucum*	النمو الجذرى الكثيف	المزارع المائية فى الصوبات	٨١٪ تحسن فى طول النمو الخضرى والجذور
vacular Na^+/H^+ antiporter AtNHX1	القمح	*A. thaliana*	تحسن الإنبات وإنتاج الكتلة الحيوية ومحصول الحبوب وتراكم البوتاسيوم فى الأوراق ونقص محتوها من الصوديوم	الصوبات والحقل	٦٨٪ زيادة فى الوزن الجاف للنموات الخضرية و ٢٦٪ زيادة فى الوزن الجاف للجذور
vacular Na^+/H^+ antiporter AtNHX1	الطماطم	*A. thaliana*	زيادة إنتاج بروتين الـ vacular Na^+/H^+ antiporter protein	المزارع المائية فى الصوبات	زيادة النمو وإنتاج الأزهار والبذور
vacular Na^+/H^+ antiporter OsNHX1	الأرز	طراز برى من الأرز *O. sativa*		المزارع المائية فى غرف نمو	استمر النمو فى ٠,٢ مول كلوريد الصوديوم
vacular Na^+/H^+ antiporter AtNHX1	*Brssica napus*	*A. thaliana*	تحسين النمو النباتى ومحصول البذور وجودة الزيت وزيادة تراكم البرولين	الصوبات	زيادة الوزن النباتى الطازج بنسبة ٢,٣٪ ومحصول البذور بنسبة ٢,٣٤٪ فى ١٠ مللى مول كلوريد صوديوم

جدول (١١-٧): جينات التحول الوراثي الخاصة بناقلات الأيونات **ion transporters**، والتي استخدمت بهدف تحسين تحمل الملوحة (عن **Blumwald** ٢٠٠٦).

الجين	منتج الجين	مصدر الجين	الدور بالخلية	النبات المحول وراثيًا	الصفة المقيسة
AtNHX1	**Vacuolar Na^+/H^+ antiporter**	***A. thaliana***	**Na^+ vacuolar sequestration**	**Arabidopsis**	الكتلة الحيوية
AtNHX1	**Vacuolar Na^+/H^+ antiporter**	***A. thaliana***	**Na^+ vacuolar sequestration**	الطماطم	الكتلة الحيوية وإنتاج الثمار
AtNHX1	**Vacuolar Na^+/H^+ antiporter**	***A. thaliana***	**Na^+ vacuolar sequestration**	***B. napus***	الكتلة الحيوية وإنتاج الزيت
AtNHX1	**Vacuolar Na^+/H^+ antiporter**	***A. thaliana***	**Na^+ vacuolar seqnestration**	الذرة	الكتلة الحيوية
GhNHX1	**Vacuolar Na^+/H^+ antiporter**	***Gossypium hirsutum***	**Na^+ vacuolar sequestration**	التبغ	الكتلة الحيوية
AgNHX1	**Vacuolar Na^+/H^+ antiporter**	***Atriplex gmelini***	**Na^+ vacuolar sequestration**	الأرز	الكتلة الحيوية
AtSOS1	**Plasma membrane Na^+/H^+ antiporter**	***A. thaliana***	**Na^+ extrusion**	**Arabidopsis**	الكتلة الحيوية
AVP1	**Vaculor H^+ pyrophosphatase**	***A. thaliana***	**Vacuolar acidification**	**Arabidopsis**	الكتلة الحيوية
HAL1	**K^+/Na^+ transport regulation**	***S. cerevisiae***	**K^+/Na^+ homeostasis**	الطماطم والكنتالوب **Arabidopsis** و	المحتوى الأيوني والنمو النباتي

وعلى الرغم من أن جميع النباتات التى حولت وراثيًا والمبينة فى جدولى (١١-٦)، و (١١-٧) أظهرت قدرًا من تحمل الملوحة، فإن جميع الدراسات أجريت فى ظروف حجرات النمو أو فى الصوبات، ولم يعرف فيها سلوك النباتات التى حولت وراثيًا تحت ظروف الحقل. كذلك فإن جميع الاختبارات أجريت إما فى مرحلة إنبات البذور، وإما فى مراحل النمو الأولية، ولا يعرف كيف سيكون سلوك النباتات فى مراحل النمو الأخرى، علمًا بأن تحمل الملوحة قد يختلف — فى النوع الواحد — من مرحلة نمو لأخرى (عن Ashraf & Akram ٢٠٠٩).

التحول الوراثى لتحمل الملوحة بتمثيل المركبات العضوية المتوافقة

إن من أكثر استجابات النباتات للشدِّ الملحى زيادة إنتاجها من أنواع مختلفة من مركبات عضوية ذائبة. ومن أكثر تلك المركبات — التى تلعب دورًا فى آلية تحمل الملوحة: البرولين proline، والتريهالوز trehalose، والسكروز sucrose، والبوليولات polyols، والمركبات رباعية الأمونيوم quaternary ammonium compounds، والتى من أمثلتها: الـ glycinebetaine، والـ prolinebetaine، والـ alaninebetaine، والـ hydroxyprolinebetaine، والـ pipecolatebetaine، والـ choline O-sulfate.

وعلى الرغم من زيادة إنتاج تلك المركبات فى كثير من النباتات تحت ظروف الشدِّ الملحى، فإن بعض الأنواع النباتية تقوم بتمثيل بعض هذه المركبات وتتراكم فيها بكميات قليلة جدًا، بينما لا تقوم أنواع أخرى بتمثيلها لا تحت ظروف الشدِّ الملحى ولا تحت ظروف عدم الشدِّ.

وعلى سبيل المثال .. فإن الجليسين بيتين — وهو أحد أكثر المركبات رباعية الأمونيوم شيوعًا — يتراكم استجابة للشدِّ الملحى فى عديد من النباتات، منها: بنجر السكر، والسبانخ، والشعير، والذرة الرفيعة، والقمح. وبالمقارنة فإن هناك أنواع نباتية كالأرز، والمسترد، والتبغ، والـ Arabidopsis — لا يمكنها إنتاج الجليسين بيتين لا فى

الظروف الطبيعية ولا تحت ظروف الشدِّ الملحى. هذا .. إلاّ أنه أمكن نقل صفة القدرة على زيادة تمثيل المركبات العضوية الذائبة المتوافقة فى عديد من الأنواع النباتية، سواء أكانت منتجة لها بطبيعتها، أم غير منتجة لها.

ومن بين مختلف المركبات العضوية الذائبة المتوافقة فإن البرولين، والجليسين بيتين والتريهالوز كانت أكثر تفضيلاً لدراسات التحول الوراثى بسبب ما هو معروف عنها بخصوص ارتباطها فى النباتات بتحمل الملوحة وحالات الشدِّ البيئى الأخرى. فمثلاً .. يُعرف أن للبرولين علاقة بتحمل الملوحة فى عدد من الأنواع النباتية، وعليه .. فإن زيادة إنتاج البرولين يؤدى إلى تحسين تحمل الملوحة فى النباتات. وبناء عليه .. قام العديدون بإجراء تحولات وراثية لزيادة التعبير عن الإنزيم Δ^1-pyrroline-5-carboxylate synthetase (اختصارًا: P5CS) الذى يقوم بوظيفتين، هما: تحويل الـ glutamate إلى Δ^1-pyrroline-5-carboxylate ثم إلى برولين. وقد استخدم الجين P5CS فى التحويل الوراثى لكل من الأرز والبطاطس والقمح والتبغ، وتراكم البرولين لعدة أضعاف مستواه العادى فى جميع السلالات التى حولت وراثيًّا، وهى التى أظهرت زيادة واضحة فى القدرة على النمو تحت ظروف الشدِّ الملحى.

كذلك أجريت تحويلات وراثية بالجينات المسئولة عن تمثيل الإنزيمات المفتاحية فى تمثيل الجليسين بيتين، مثل: الـ choline dehydrogenase، والـ choline oxidase، والـ choline monooxygenase، واستخدمت فيها نباتات مثل الكرنب، والأرز، والـ *Brassica juncea*، وهى التى أظهرت زيادة فى تحمل الملوحة.

أما التريهالوز فقد عُنى بزيادة إنتاجه بالتحول الوراثى فى نباتات مثل الأرز، وأظهرت النباتات المحولة وراثيًّا زيادة فى تحمل الشدِّ الملحى وشد الجفاف وشد البرودة.

كذلك جرت محاولات للتحويل الوراثى بهدف زيادة إنتاج المانيتول mannitol، والـ myo-inositol، والـ sorbitol وغيرهم من المركبات العضوية الذائبة المتوافقة.

وبالرغم من نجاح جميع عمليات التحويل الوراثى فى زيادة قدرة النباتات على تحمل الملوحة، فإن معظمها أجرى على التبغ والـ arabidopsis، وباستخدام ملح كلوريد الصوديوم فقط (على الرغم من كثرة ما قد يوجد بالتربة من أملاح)، كما أنها أجريت فى ظروف حجرات النمو والصوبات ولم يعرف سلوكها تحت ظروف الحقل التى تحدث فيها تفاعلات مع مختلف العوامل البيئة الأخرى غير شد الملوحة (عن Ashraf & Akram ٢٠٠٩).

ويعطى جدول (١١-٨) بعض الأمثلة على حالات التحول الوراثى لأجل تحسين تحمل الملوحة بالاعتماد على زيادة تمثيل المركبات العضوية الذائبة المتوافقة.

الهندسة الوراثية لإنتاج الجليسين بيتين

يبدأ مسار تمثيل الجليسين بيتين glycine betaine بالكولين choline، ويتقدم من خلال تحولين، هما: dehydrogenation للكولين و oxygenation للـ betaine aldehyde. يتم الأول بإنزيم choline monoxygene (اختصارًا: CMO)، ويتم الثانى بإنزيم betaine aldehyde dehydrogenase (اختصارًا BADH).

ولقد أمكن عزل جينات تشفر لتمثيل كل من الـ CMO، و BADH من عديد من الأنواع النباتية الراقية واستخدما فى عمليات تحويل وراثى لعدة أنواع نباتية، بهدف زيادة إنتاجها من الجليسين بيتين. ولقد تحسّن تحمل الملوحة فى نباتات الجزر المحولة وراثيًا بالـ BADH، حيث نمت جيدًا فى وجود ٤٠٠ مللى مول كلوريد صوديوم، وهو تركيز لا تعيش فيه سوى النباتات المحبة للملوحة، بينما عانت النباتات غير المحولة وراثيًا من تثبيط شديد فى النمو عند تركيز ٢٠٠ مللى مول كلوريد صوديوم. كما تمكن الأرز المحول وراثيًا بالـ BADH من النمو فى تربة تحتوى على ٠,٥٪ كلوريد صوديوم.

وعندما كان التحول الوراثى بالـ CMO أظهرت نباتات الأرز تحملاً أكبر لكل من الملوحة والجفاف، ونمت نباتات التبغ جيدًا فى وجود ١,٢٪ كلوريد صوديوم (Liu وآخرون ٢٠١١).

جدول (١١–٨): جينات التحول الوراثى الخاصة بتمثيل المركبات العضوية الذائبة المتوافقة compatible osmolytes، والتى استخدمت بهدف تحسين تحمل الملوحة (عن Blumwald ٢٠٠٦)

الجين	منتج الجين	مصدر الجين	الدور بالخلية	النبات المحول وراثيًا	الصفة المقيسة
betA	Choline dehydrogenase	*E. coli*	Glycinebetaine	التبغ	الوزن الجاف
BADH	Betaine dehydrogenase	*Atriplex hortensis*	Glycinebetaine	الطماطم	نمو الجذور
EctA, EctB, EctC	L-2,4-diaminobutyric acid acetyltransferase, L-2,4-diaminobutyric acid trans-aminase, L-ectoine synthase	*Halomonas elongate*	Ectoyne	التبغ	تحمل الملوحة
OtsA OtsB	Trehalose-6-P synthase Trehalose-6-P phosphatase	*E. coli*	Trehalose	التبغ والأرز	زيادة الكتلة الحيوية والنمو
TPS1	Trehalose-6-P synthase	*S. cerevisiae*	Trehalose	التبغ	زيادة تحمل الجفاف
P5CS	Δ^1-Pyrroline-5-carboxylate synthase	*V. aconitifolia*	Proline	التبغ	زيادة البرولين، والنمو النباتى
ProDH	Proline dehydrogenase	*Arabidopsis thaliana*	Proline	Arabidopsis	رقاد النورة استجابة للشد الملحى
IMT1	Myo-inositol-O-methyl transferase	*M. chrystallinum*	D–Ononitol	التبغ	إنبات البذور
COD1; COX	Choline oxidase	*A. globifomis; A. panescens*	Glycinebetaine	Arabidopsis والأرز	إنبات البذور والنمو النباتى
HAL3	FMN-binding protein	*S. cerevisiae*	K^+/Na^+ homeostasis	Arabidopsis	نمو البادرات

وأوضحت الدراسات أن الجينات المسئولة عن تمثيل الـ fatty acid desaturaturases والـ choline oxidase هى المسئولة عن تحمل شدِّ الحرارة المنخفضة وشدِّ الملوحة فى كل من البكتيريا الزرقاء cyanobacteria والنباتات. وقد أمكن عزل الجين codA الخاص بتمثيل الـ choline oxidase — الذى يحول الـ choline إلى glycinebetaine من بكتيريا التربة *Arthrobacter globiformis*. وعندما نقل هذا الجين إلى *Synechococcus* sp. PCC7942 فإن ذلك أدى إلى تراكم الـ glycinebetaine بها وجعلها متحملة لشدِّ الملوحة (Murata وآخرون ١٩٩٦).

وأدى تحويل الكرنب (صنف Goldin Acre) بالجين البكتيرى betA المسئول عن تمثيل الجليسين بيتين glycinebetaine إلى زيادة تحمل النباتات المحولة وراثيًّا لشدِّ الملوحة مقارنة بالنباتات التى لم تحول وراثيًّا. ولقد أظهرت النباتات المحولة وراثيًّا نموًّا أفضل، وثباتًا أكبر فى المحافظة على العلاقات المائية فى المستويات العالية من الملوحة (Bhattacharya وآخرون ٢٠٠٤).

وكما أسلفنا .. أدى تحويل الجزر وراثيًّا — فى البلاستيدات — بالجين الذى يُشفر لتمثيل الإنزيم betaine aldehyde dehydrogenase (اختصارًا: BADH) إلى زيادة إنتاجه من الجليسين بيتين وزيادة تحمله لتركيز عالٍ جدًّا (٤٠٠ مللى مول) من كلوريد الصوديوم (Dalal وآخرون ٢٠٠٦).

كما أدى التحويل الوراثى للبرسيم الحجازى بالجين الذى يُشفر لتمثيل الإنزيم betaine aldehyde dehydrogenase (اختصارًا: BADH) إلى نموه بصورة جيدة فى ظروف شدٍّ ملحى لم تتمكن فيه النباتات غير المحولة وراثيًّا من البقاء.

وعندما حُوِّل نبات الـ *Arabidopsis thaliana* وراثيًّا بالـ choline oxidase (اختصارًا: COD) فإن النباتات أصبحت متحملة للملوحة فى مراحل إنبات البذور مع القدرة على البقاء فى جميع مراحل النمو فى وجود تركيزات عالية من الملح. وحُصِل على تأثيرات مماثلة فى نباتات التبغ التى حولت وراثيًّا بالـ choline dehydrogenase (اختصارًا: CDH) (عن Liu وآخرين ٢٠١١).

الهندسة الوراثية لإنتاج البرولين

يتراكم البرولين تحت ظروف الشدّ الملحى والجفافى؛ بسبب زيادة تمثيله بصورة أساسية، ولحدوث انخفاض فى أكسدته. وهذا المركب العضوى الذائب المتوافق يلعب دورًا كحامٍ أسموزى، وكمستودع للطاقة، وكحامٍ للجزيئات الكبيرة من الدنترة.

وفى محاولة لزيادة تحمل الملوحة فى البطاطس تم تحويلها وراثيًّا باستخدام الجين P5CS من *A. thaliana* المتحكم فى إنتاج الإنزيم Δ^1-pyrroline-5-carboxylate synthetase، وهو المسئول عن اختزال Δ^1-pyrroline-5-carboxylate إلى برولين. أظهرت النباتات المحولة وراثيًّا زيادة هامة فى إنتاج البرولين مقارنة بما أنتجته النباتات التى لم تحول وراثيًّا، وازداد هذا التراكم – خاصة – فى وجود ١٠٠ ملى مول من كلوريد الصوديوم، كما أظهرت النباتات المحولة وراثيًّا تحسنًا فى تحمل الملوحة، حيث كان تأثر محصول درناتها ووزنها بالملوحة قليلاً جدًّا، مقارنة بتأثير النباتات التى لم تحول وراثيًّا (Hmida-Sayari وآخرون ٢٠٠٥).

التحويل الوراثى لتحمل الملوحة بجين الخميرة HAL1

أدى تحويل الطماطم وراثيًّا بجين الخميرة (*Saccharomyces cerevsiae*) HAL1 (الذى يسمح فى الخميرة بالمحافظة على مستوى عالٍ من الـ K^+ مع خفض لمحتوى الخلايا من الـ Na^+ أثناء تعرضها للشدّ الملحى) إلى زيادة تحمل الملوحة فى نسلى نباتين حمل أحدهما نسخة واحدة من الجين HAL1، وحمل الآخر أربع نسخ. كما أظهر تحليل أيونا البوتاسيوم والكالسيوم أن السلالات المحولة وراثيًّا كانت قادرة على الاحتفاظ بقدر أكبر من البوتاسيوم بأنسجتها فى ظروف الشدّ الملحى عن نباتات الكنترول (Arrillaga وآخرون ١٩٩٨، و Gisbert وآخرون ٢٠٠٠).

التحويل الوراثى لتحمل الملوحة بزيادة إنتاج مضادات الأكسدة

من بين التغيرات الفسيولوجية والبيوكيميائية التى يُحدثها تعرض النباتات للملوحة، فإنه يحدث فيها عددًا من التفاعلات المفسدة للخلايا والأنسجة النباتية تهيمن عليها ما

يعرف بالعناصر النشطة فى الأكسدة reactive oxygen species (اختصارًا: ROS)، مثل:

- الـ superoxide anion (O_2^-).
- فوق أكسيد الأيدروجين hydrogen peroxide (H_2O_2).
- الـ hydroxyl radical ($^{\bullet}OH$).
- الـ singlet oxygen ($^1O_2$).

وبينما تُنتج الـ ROS فى النباتات فى ظروف النمو الطبيعية بكميات قليلة، فإن إنتاجها يزداد فى معظم الظروف البيئية غير المناسبة من خلال مسارات مثل البناء الضوئى photorespiration والتنفس الميتوكوندريونى mitochondrial respiration، وكذلك بواسطة جهاز البناء الضوئى photosynthetic apparatus. ومن بين أكثر تأثيرات الشدّ الملحى على النباتات أنه يحد من وصول ثانى أكسيد الكربون للأوراق بسبب إغلاقه للثغور؛ الأمر الذى يخفض كثيرًا من سلسلة انتقال الإليكترونات فى البناء الضوئى؛ مما ينتج عنه توليد العناصر النشطة فى الأكسدة. وهذه العناصر تعد سامة للسيتوبلازم وتؤثر فى الأيض الطبيعى بإحداثها لأضرار أكسدة شديدة بليبيدات الغشاء البلازمى والبروتينات، والأحماض النووية.

هذا .. إلا أن للنباتات وسيلتها الطبيعية لتعقب هذه العناصر المحبة للأكسدة، وإفقادها لسميتها من خلال إنتاجها لما يعرف بمضادات الأكسدة antioxidants، والتى من أهمها ما يلى:

- حامض الأسكوربيك ascorbate.
- الجلوتاثيون glutathione.
- alph-tocopherol.
- الكاروتينات carotenoids.
- الإنزيمات المضادة للأكسدة، مثل: الـ superoxide dismutase (اختصارًا: SOD)، والكاتاليز catalase (اختصارًا: CAT)، والبيروكسيديز peroxidase، وإنزيمات دورة الـ ascorbate-glutathione.

ويمكن لكثير من إنزيمات مضادات الأكسدة إحداث خفض كبير فى مستويات الـ superoxides، والـ hydrogen penoxide فى النباتات.

ولقد وجد أن تحويل النباتات وراثيًّا بالإنزيمات التى تعد من مضادات الأكسدة يُسهم فى زيادة تحملها للملوحة، ومن أمثلة ذلك الجين الذى يشفر لتمثيل الإنزيم dehydrogenase reductase (الجين DHAR)، وكذلك تحويل نباتات مثل الأرز والتبغ والكرنب الصينى والـ Arabidopsis بجينات لنوعيات مختلفة من الـ superoxide dismutase، وما أعقب ذلك من حدوث تحسن ملموس فى تحمل الملوحة فى تلك النباتات، وهو الأمر الذى حدث – كذلك – بالتحويل الوراثى للتبغ باستعمال كل من الـ glutathione S-transferase والكاتاليز catalase (عن Ashraf & Akram ٢٠٠٩).

ويعطى جدول (١١-٩) بعض التفاصيل المتعلقة بعمليات التحول الوراثى لأجل تحسين تحمل الملوحة اعتمادًا على تمثيل الإنزيمات المضادة للأكسدة.

جدول (١١-٩): جينات التحول الوراثى الخاصة بالـ **redox reactions** (الإنزيمات المضادة للأكسدة)، والتى استخدمت بهدف زيادة تحمل الملوحة (عن **Blumwald** ٢٠٠٦)

الجين	منتَج الجين	مصدر الجين	الدور بالخلية	النبات المحول وراثيًّا	الصفة المقيسة
MnSOD	Superoxide dismutase	*S. cerevisiae*	Reduction of O_2 content	الأرز	انتقال الإليكترونات فى البناء الضوئى
GlyI	Glyoxylase	*B. juncea*	SD-Lactoylglutathi-one	التبغ	المحتوى الكلوروفيلى للأوراق المفصولة
TPX2	Peroxidase	*N. tabaccum*	Change cell wall properties	التبغ	الإنبات، وبقاء الماء فى جدر البذور
CST CPX	Glutathione S-transferase	*N. tabaccum*	ROS scavenging	التبغ	الإنبات والنمو
	Glutathione peroxidase	*N. tabaccum*			

الاستفادة من الجينات الفائقة الحساسية للملوحة فى تحديد آليات التحمل

يلزم الجين SOS2 (وهو: salt overly sensitive) فى *Arabidopsis thaliana* لتحقيق التوازن بين أيونى الصوديوم والبوتاسيوم داخل الخلايا. وتؤدى الطفرات فى هذا الموقع الجينى إلى اختلال التوازن بين الأيونين وتجعل النباتات أكثر حساسية لتثبيط النمو فى البيئات التى يزيد فيها تركيز الصوديوم وينخفض تركيز البوتاسيوم. وقد أمكن عزل الجين SOS2 لاستخدامه فى عمليات التحول الوراثى (Liu وآخرون ٢٠٠٠).

لقد بدأ البحث عن جينات مسئولة عن تحمل الملوحة فى عام ١٩٩٨، حينما اكتشفت عدة طفرات، وأمكن التعرف على جينات الـ SOS. وباختصار فإن مسار SOS يؤدى إلى استبعاد أيونات الصوديوم Na^+ الزائدة خارج الخلايا عن طريق Na^+/H^+ antiporter بالغشاء البلازمى، وتعمل على إعادة التوازن الأيونى بالخلايا إلى طبيعته. وقد مهد اكتشاف جينات الـ SOS الطريق إلى اكتشاف مسار أيضى جديد يربط الـ Ca^{2+} signaling كاستجابة للشدّ الملحى (Mahajan & Tuteja ٢٠٠٥).

وأمكن التعرف فى الـ *Arabidopsis* على ثلاثة جينات زائدة الحساسية للملوحة (تأخذ الرمز sos)، وهى — كما أسلفنا — طفرات تجعل النبات فائق الحساسية لكلوريد الصوديوم. وقد تبين أن كلها تلعب — كذلك — دورًا فى التغذية بالبوتاسيوم لأنها فائقة الحساسية للنمو فى التركيزات المنخفضة من البوتاسيوم. وبذا .. فإن التعرف على طفرات الـ sos أوضح أن التغذية بالبوتاسيوم تعد عملية حاسمة فى خاصية تحمل الملوحة. كذلك فإن عزل الطفرة sos3 أكسبنا فهما أفضل لدور أيون الكالسيوم فى خاصية تحمل الملوحة؛ ذلك لأن تلك الطفرة الفائقة الحساسية لكلوريد الصوديوم أمكن إلغاء تأثيرها بتوفير مستويات مللى مولارية من الكالسيوم (عن Borsani وآخرين ٢٠٠١).

وكان Zhu وآخرون (١٩٩٨) قد تمكنوا من عزل ٢٨ آليلاً جديدًا من sos1، و ٩ آليلات طفرية من SOS2، وآليل واحد من SOS3 في الـ Arabidopsis. فقد تبين أن طفرات sos2 – وجميعها متنحية – تقع على الذراع السفلى من الكروموسوم V، وكانت تلك الطفرات فائقة الحساسية – خاصة – للتثبيط بالصوديوم Na^+ أو الليثيم Li^+، ولم تكن فائقة الحساسية للضغط الأسموزى العام. ووجد – كذلك – أن موقع الـ SOS2 ضرورى للتغذية بالبوتاسيوم K^+، إلاّ أن طفرات الـ SOS2 لم تكن قادرة على النمو فى بيئة زراعة بها مستوى منخفض من البوتاسيوم. ويستدل من تلك الدراسة أن جينات SOS1، و SOS2، و SOS3 في الـ Arabidopsis تشفر لتمثيل مركبات منظِّمة تتحكم في تغذية النبات بالبوتاسيوم الضرورى لتحمل الملوحة.

كذلك أمكن استحداث ثلاث طفرات فائقة الحساسية للملوحة فى الطماطم. هذه الطفرات كانت بسيطة ومتنحية وتحتل موقعين كروموسوميين. كانت الطفرة tss1 فائقة الحساسية – خاصة – لتثبيط النمو بفعل أيون الصوديوم أو الليثيم، لكنها لم تكن فائقة الحساسية للضغط الأسموزى العالى بصفة عامة. أما الطفرة tss2 فكانت فائقة الحساسية لتثبيط النمو بالصوديوم أو الليثيم مثل الطفرة الأولى، ولكنها كانت – كذلك – فائقة الحساسية للضغط الأسموزى العالى بصورة عامة. ويُعد الجين TSS1 ضروريًّا للتغذية بالبوتاسيوم، لأن طفرات الـ tss1 لم تكن قادرة على النمو فى بيئة تحتوى على تركيزات منخفضة من البوتاسيوم. وبزيادة الكالسيوم فى بيئة الزراعة فإن ذلك منع التأثير المثبط للطفرة tss1 فى التركيز المنخفض من البوتاسيوم. ويستفاد مما تقدم أن الموقع الجينى TSS1 ضرورى لكل من التغذية بالبوتاسيوم وتحمل كلوريد الصوديوم فى الطماطم. أما الموقع TSS2 فربما يكون منظِّمًا سلبيًّا لإشارات حامض الأبسيسك؛ ذلك لأن الطفرة tss2 كانت فائقة الحساسية لتثبيط النمو بحامض الأبسيسك، وبذا .. يمكن الاستنتاج – كذلك – أن إشارات حامض الأبسيسك تعد هامة فى تحمل الملوحة والضغط الأسموزى فى النباتات الـ glycophytic مثل الطماطم (Borsani وآخرون ٢٠٠١).

مصادر إضافية

بالإضافة إلى ما أوردناه من مصادر خاصة بالمادة العلمية المتعلقة بالتربية لتحمل الملوحة فى الفصلين العاشر والحادى عشر، فإننا نشير إلى المراجع التالية التى تتناول الموضوع من جوانب شتى.

المرجع	الموضوع
١٩٨٥ Tal	وراثة وطبيعة تحمل الملوحة
Jaiwal وآخرون ١٩٩٧	شامل
١٩٩٧ Flowers & Yeo	أهمية وجهود التربية
١٩٩٧ Shannon	وراثة التحمل
١٩٩٧ Tal	مصادر الجيرمبلازم البرى للتحمل
١٩٩٧ Gulati & Jaiwal	استخدام مزارع الأنسجة
Jaiwal وآخرون ١٩٩٧	استئناس الأنواع المحبة للملوحة
١٩٩٨ Winicor	استخدام الوراثة الجزيئية فى التربية لتحسين تحمل الملوحة
٢٠٠٠ Zhu	التحليل الوراثى لتحمل الملوحة باستعمال الـ Arabidopsis
٢٠٠٥ Bartels & Sunkar	فسيولوجيا تحمل الملوحة والجفاف
٢٠٠٨ Munns & Tester	طبيعة تحمل الملوحة

الفصل الثانى عشر

تحمل سمية الألومنيوم والحديد والمنجنيز فى الأراضى الحامضية

ترتبط مشكلة زيادة تركيز العناصر المعدنية ارتباطًا مباشرًا بانخفاض الرقم الأيـدروجينى للتربة فى الأراضى الحامضية. فمع انخفاض pH التربة عن ٥,٠ تتوفر تركيزات عالية مـن عدد من العناصر، أهمها الألومنيوم (الذى لا يعد من العناصر المغذيـة الـضرورية للنبـات)، والحديد، والمنجنيز؛ الأمر الذى يحد من قـدرة النباتـات علـى النمـو فـى تلـك الأراضـى. ويصبح تركيز الألومنيوم والعناصر الأخرى سامًّا للنباتات فى pH من ٣,٥ إلى ٤,٥.

ومن البديهى أن هذه المشكلة لا توجد فى أراضى المناطق الجافة وشـبه الجافـة التـى يرتفع فيها رقم pH التربة كثيرًا عن نقطة التعادل؛ الأمر الذى يـؤدى إلى تثبيـت؛ ومـن ثم .. ظهور مشكلة أخرى هى نقص بعض العناصر المغذية، والتى من أهمهـا: الحديـد، والزنك، والمنجنيز.

ويتعين تحديد المشكلة جيدًا قبل بدء برنامج التربيـة لنعـرف — بدقـة — أترجـع إلى مجرد انخفاض pH التربة، أم إلى زيادة عنصر أو عناصر معينة فيها، أم إلى التفاعل بين اثنين أو أكثر من تلك العوامل؛ .. ويعد ذلك ضروريًا ليمكن توفير الظروف المناسبة التـى تجرى فيها اختبارات التقييم.

ومن المصادر المبكرة الهامة التى يمكن الرجوع إليهـا — للتعمـق فـى موضـوعات هـذا الفـصل وكـذلك الفـصل التـالى — كـل مـن Epstein (١٩٧٢)، و Wright (١٩٧٦)، و Devine (١٩٨٢)، و Gabelman وآخرين (١٩٨٦).

نشأة وتوزيع الأراضى الحامضية ومشاكل الزراعة فيها

نشأة الأراضى الحامضية

تنشأ الأراضى الحامضية جـراء تعرضـها المـستمر لعوامـل التجويـة لملايـين الـسنين،

وخاصة الأمطار. ومع تسرب مياه الأمطار إلى أسفل فإنها تذيب معها العناصر المغذية القابلة للذوبان، مثل كاتيونات الكالسيوم والمغنيسيوم والبوتاسيوم من الطبقات السطحية من التربة. وتدريجيًا .. تحل كاتيونات الألومنيوم والمنجنيز والأيدروجين (وهى الكاتيونات التى تسود فى الأراضى الحامضية) على مواقع الإدمصاص التى أفرغت من الكاتيونات التى كانت عليها (Rao وآخرون ١٩٩٣).

وتصبح التربة المعدنية حامضية إما لأن المعادن التى نشأت منها التربة فقيرة بطبيعتها فى الكاتيونات الأساسية (Ca^{2+}، و Mg^{2+}، و K^{+}، و Na^{+})، وإما لأن تلك العناصر قد تسربت بالغسيل (مع ماء المطر) من التربة، وحل محلها الأيدروجين H^{+} كما أسلفنا. ومن العوامل الأخرى التى تزيد من حموضة التربة التسميد بالأمونيوم (بسبب عملية النترتة nitrification التى تصاحبه)، والأمطار الحامضية التى تحتوى على حامضى النتريك والكبريتيك التى تسقط فى مناطق كثيرة من العالم (Samac & Tesfaye ٢٠٠٣).

توزيع ومساحة الأراضى الحامضية فى العالم

تقع الأراضى الحامضية فى حزامين بالكرة الأرضية: حزام شمالى ذات جو بارد وممطر، وحزام جنوبى استوائى ذات جو دافئ وممطر كذلك. ومعظم الأراضى الحامضية هى أراضى غابات (٦٦,٣٪ أو حوالى ٢٦٢٩ مليون هكتار)، بينما توجد حوالى ١٧,٧ ٪ (٦٩٩ مليون هكتار) منها كأراضى سافانا وبرارى وسهول. وتبلغ مساحة الأراضى الحامضية المزروعة بالمحاصيل الزراعية ٢١٢ مليون هكتار (أو حوالى ٥٠٤ مليون فدان) (عن Hede وآخرين ٢٠٠١). هذا .. وتشكل الأراضى الحامضية حوالى ٣٠٪ من مساحة اليابسة بالكرة الأرضية، ويقدر أن أكثر من ٥٠٪ من مساحة الأراضى المنزرعة هى أراضٍ حامضية، كما توجد ٦٠٪ من تلك المساحة فى المناطق الاستوائية وتحت الاستوائية (Zheng ٢٠١٠).

مشاكل الزراعة فى الأراضى الحامضية

يؤدى انخفاض pH التربة فى الأراضى المعدنية إلى سرعة تيسر ما يتواجد فيها من

ألومنيوم؛ مما يؤدى إلى تنظيم الـ pH عند حوالى ٤,٠. وبالمقارنة .. فإن الأراضى العضوية لا يحدث فيها مثل هذا التنظيم بالألومنيوم (لعدم وفرته فيها)، ويمكن أن ينخفض فيها الـ pH عن ٤,٠.

يتوفر الألومنيوم الذى ينطلق من الأراضى المعدنية الحامضية فى ثلاث صور، هى: $Al(OH)_2^+$، و $Al(OH)^{2+}$، و $Al(H_2O)^{3+}$، ويرمز للصورة الأخيرة — عادة — بـ Al^{3+}. ومع غالبية المحاصيل الزراعة يؤدى تواجد الألومنيوم بتركيزات ميكرومولية إلى سرعة تثبيط النمو الجذرى. وبينما تكون الصورة Al^{3+} أكثر الصور سمية للقمح، فإن الصورتين $Al(OH)_2^+$، و $Al(OH)^{2+}$ تعدان أكثر سمية بالنسبة لذوات الفلقتين.

تعد الصورة الأيونية للألومنيوم هى السامة للنباتات؛ فهى تثبط استطالة الجذور بإتلافها لتركيب خلايا القمة النامية الجذرية؛ ومن ثم فهى تؤثر فى امتصاص الجذور للماء والعناصر؛ مما يؤثر سلبًا — بشدة — على نمو وتطور النباتات. كذلك يثبت الفوسفور بسهولة بمعادن التربة التى تكثر فى الأراضى الحامضية، بما فى ذلك أكاسيد الحديد والكاولينيت kaolinte؛ ومن ثم يصبح غير ميسر لامتصاص الجذور. يتبين مما تقدم بيانه أن سمية الألومنيوم والمنجنيز والحديد ونقص الفوسفور هى أهم العوامل التى تحد من النمو النباتى فى الأراضى الحامضية.

وفى بعض الأراضى المعدنية الحامضية تكون سمية المنجنيز أكثر أهمية عن سمية الألومنيوم فى الحد من إنتاجية المحاصيل الزراعية. كذلك تعانى النباتات فى الأراضى الحامضية من نقص عناصر الفوسفور والنيتروجين والكالسيوم والمغنيسيوم والبوتاسيوم. كما تشكل الأراضى الحامضية مشكلة إضافية بالنسبة للبقوليات بسبب حساسية بكتيريا الرايزوبيم الجذرية للحموضة. وبينما يسود أيون الأيدروجين فى الأراضى العضوية الحامضية، فإنه لا يعرف على وجه الدقة كيفية تعامل النباتات مع التراكيزات العالية منه. ويبدو أن تحمل أيونا الألومنيوم والأيدروجين يتحكم فيه آليات مختلفة (Samac & Tesfaye ٢٠٠٣).

وتؤدى إضافة مواد قلوية للتربة الحامضية مثل الجير (كربونات الكالسيوم أساسًا) إلى رفع pH التربة؛ مما يلغى سمية الألومنيوم، كما يؤدى التسميد بالفوسفور إلى توفره دونما تثبيت. هذا إلا أن للتربة قدرة تنظيمية هائلة؛ مما يحد من تأثير أية إضافات للتربة ويجعلها غير مستدامة. كذلك فإن تأثير الإضافات لا يصل إلى الطبقة تحت السطحية من التربة التى تنمو إليها الجذور المتعمقة (Zheng ٢٠١٠).

ولقد وجد أن للتسميد العضوى الجيد تأثير مؤقت فى تخفيف حدة التسمم بالألومنيوم؛ ذلك لأن الدبال والأحماض العضوية تكوّن معقدات مع الألومنيوم فى المحلول الأرضى؛ مما يفقده سميته. كما أن التسميد العضوى يُحدث ارتفاعًا مؤقتًا فى pH التربة؛ بسبب تكوين الأحماض العضوية لمعقدات مع البروتونات protons واستهلاك تلك البروتونات فى عملية الـ decarboxylation للأحماض العضوية (Samac & Tesfaye ٢٠٠٣).

آليات سمية الألومنيوم

يمكن إيجاز آليات سمية الألومنيوم للنباتات فيما يلى:

١- عند انخفاض pH التربة إلى أقل من ٥,٠ يصبح الألومنيوم ذائبًا فى محلول التربة ومتواجدًا فى صورة أيونية.

٢- فى خلال دقائق يؤثر الألومنيوم بتثبيط النمو الجذرى والإضرار به؛ مما يحد من امتصاص الماء والعناصر.

٣- يبدأ هذا التأثير بمنع الألومنيوم لزيادة خلايا الجذر فى الحجم ومنع استطالتها، ويلى ذلك منع انقسامها كذلك.

٤- تكون القمة النامية الجذرية هى الموقع الذى تحدث فيه سمية الألومنيوم.

٥- يحدث تأثير الألومنيوم فى كل من الجدر الخلوية، والأغشية البروتوبلازمية والسيتوبلازمية والنواة.

٦- على الرغم من تواجد معظم الألومنيوم فى الجدر الخلوية، فإن جانبًا صغيرًا منه سريعًا ما يصل إلى السيتوبلازم ويتفاعل مع مواقع معينة منه.

٧- يُعطل الألومنيوم ديناميكية عمل عضيات السيتوبلازم، ويتفاعل مع الـ microtubules وغيرها من العضيات.

٨- يتفاعل الألومنيوم مع إشارات بداية مسارات أيضية معينة، وخاصة ما يعرف باسم Ca^{2+} homeostasis and signaling.

٩- يثير الألومنيوم تخليق العناصر المؤكسدة ROS، وأضرار الأكسدة بالأغشية البلازمية، والاختلال الوظيفى للميتوكوندريات (Kochian وآخرون ٢٠٠٤).

وتبدأ سمية الألومنيوم بما يحدثه من عدم ثبات للأغشية البلازمية. يكون الألومنيوم معقدات مع كثير من الجزيئات الحيوية، وخاصة الأحماض الكربوكسيلية، مثل حامض الستريك، كذلك فإن الهلام النباتى mucilage ربما يقلل من امتصاص الجذور للألومنيوم. وترجع معظم العيوب الفسيولوجية التى تحدثها سمية الألومنيوم إلى اتحاده مع البروتينات، وما يترتب على ذلك من تغيرات فى بنية وشكل جزيئاتها، ولعل أبرزها التغيرات التى يحدثها الألومنيوم فى بنية وشكل الـ calmodulin.

تؤدى سمية الألومنيوم إلى تقليل النمو الجذرى، وتغير لونه، ومنع تكوين التفرعات الجذرية. وعمومًا .. تكون البادرات أكثر حساسية لزيادة الألومنيوم عن النباتات الأكبر سنًا. كذلك تستحث سمية الألومنيوم نقصًا فى كل من الفوسفور والكالسيوم والحديد، وقد تظهر أعراض نقصها.

آليات تحمل الألومنيوم

إن من أهم آليات تحمل الألومنيوم فى النباتات، ما يلى:

أولاً: آليات تحد من وصول الألومنيوم لسيتوبلازم الخلايا.

١- إفراز الجذور لأحماض عضوية.

٢- وقف حركة الألومنيوم عند الجدار الخلوى.

٣- إفراز أيون الفوسفات.

٤- التدفق النشط للألومنيوم عبر الغشاء البلازمى.

٥- إفراز هُلام جذرى.

٦- استبعاد الألومنيوم بتغيير pH المحيط الجذرى.

٧- النفاذية الاختيارية للغشاء البلازمى.

ثانيًا: آليات تحمل الألومنيوم داخليًّا:

١- وجود بروتينات يرتبط بها الألومنيوم.

٢- تحديد تواجد الألومنيوم فى الفجوات العصارية.

٣- انطلاق إنزيمات متحملة للألومنيوم.

٤- زيادة نشاط الإنزيمات (Hede وآخرون ٢٠٠١).

وباختصار .. فإنه تُعرف وسيلتان تتحمل بهما النباتات التركيزات العالية من الألومنيوم، وذلك من خلال مجموعتان من الآليات، هما: آليات استبعاد الألومنيوم من الوصول إلى القمة الجذرية النامية، وآليات تحمل النبات لتراكم الألومنيوم فى سيتوبلازم الجذور والنموات الخضرية (Kochian ١٩٩٥).

ولمزيد من التفاصيل .. فإن النباتات المقاومة تتجنب أضرار زيادة تركيز العنصر وسميته بواحدة أو أكثر من الآليات التالية:

١- رفع pH التربة فى المحيط الجذرى؛ مما يقلل من درجة ذوبان الألومنيوم وامتصاصه، وتعرف تلك الآلية فى التراكيب الوراثية المقاومة للألومنيوم فى كل من القمح والشعير والأرز والبسلة والذرة.

٢- فى بعض الحالات يمُنع الألومنيوم من دخول الجذر كما فى صنف القمح Atlas-66. وربما يكون مرد ذلك إلى خصائص معينة فى الأغشية البلازمية بالجذور، أو إلى حدوث تفاعل بين الألومنيوم والمواد الهلامية أو الأغشية الخلوية.

٣- قد يُحدَّد تواجد الألومنيوم فى حجيرات خاصة بخلايا الجذر؛ وبذا .. لا يصل العنصر إلى النموات الخضرية؛ الأمر الذى يحدث فى التراكيب الوراثية المقاومة للألومنيوم من كل من الراى والترتيكيل والبرسيم الحجازى. وربما يرجع ذلك إلى خلب الألومنيوم فى الجذور بالأحماض العضوية.

٤– قد تتراكم تركيزات عالية من الألومنيوم فى الأوراق المسنة، بينما تحتوى الأوراق الحديثة من نفس النباتات على تركيزات أقل من العنصر، وذلك كما فى نبات الشاى المقاوم للألومنيوم.

٥– يتراكم فى النباتات النامية – المقاومة للألومنيوم – من بعض النباتات تراكيزات من العنصر، ويبدو أن ذلك يحدث بحجز العنصر فيما بين الخلايا.

٦– فى كثير من الأحيان قد تتضمن المقاومة للألومنيوم جوانب تغذية معينة، مثل تحمل التراكيزات العالية من الأمونيوم فى الأراضى الشديدة الحامضية كما فى قصب السكر والبلوبرى، والقدرة على استعمال النترات فى وجود تركيزات عالية من الأمونيوم كما فى القمح، والمقاومة لنقص الكالسيوم كما فى فول الصويا والقمح والشعير بسبب زيادة القدرة على امتصاص الكالسيوم، والمقاومة لنقص الفوسفور كما فى القمح والذرة والطماطم بسبب زيادة القدرة على امتصاص الفوسفور أو تحمل المستويات المنخفضة من العنصر (Singh ١٩٩٣).

آليات استبعاد الألومنيوم

يحدث التسمم بالألومنيوم – فقط – فى القمة النامية للجذور عبر مسافة لا تزيد عن ٢–٣ مم، ولا تكون الأجزاء الأخرى من الجذر حساسة للألومنيوم إن عوملت به. كذلك فإن القمة النامية للجذر يتراكم فيها الألومنيوم بدرجة أكبر من بقية الجذر.

وتتحمل النباتات الألومنيوم بإحدى آليتين، هما: استبعاد الألومنيوم من القمة الجذرية النامية، وتأمين عدم سمية الألومنيوم أثر تراكمه فى الخلايا.

وتتوفر أدلة قوية جدًّا على أن التراكيب الوراثية المتحملة للألومنيوم من القمح والذرة ودوار الشمس وفول الصويا والفاصوليا وغيرهم تستبعد الألومنيوم من محيط القمة النامية للجذر، بإفراز الجذور لأحماض عضوية تخلب إليها الألومنيوم، ومن بين تلك الأحماض العضوية يُعد حامض الستريك أكثرها قدرة على الاتحاد مع الألومنيوم، يليه حامض الأوكساليك، فالماليك، فالصكنيك succinate. ينشط إفراز الأحماض العضوية فى عديد

من الأنواع النباتية (مثل القمح) سريعًا — دون أى تأخير يمكن قياسه — بمجرد التعرض للألومنيوم. وفى أنواع نباتية أخرى يحدث تأخير بسيط فى إفراز الأحماض العضوية؛ بما قد يعنى ضرورة حدوث حث جينى وتمثيل لبروتين. وتتوفر أدلة قوية على أن إفراز حامض الماليك من القمح والستريك من الذرة استجابة للألومنيوم يحدث بتنشيط لقناة أنيونية anion channel تقع فى الغشاء البلازمى (عن Samac & Tesfaye ٢٠٠٣).

تنشيط الألومنيوم لإفراز الأحماض العضوية من الجذور

إن أول دليل أمكن التوصل إليه بخصوص آلية استبعاد الجذور للألومنيوم جاء من دراسات أجريت أساسًا على القمح، حيث وجد أن التراكيب الوراثية الحساسة للألومنيوم تراكم العنصر فى قممها الجذرية النامية (التى هى المواقع الحرجة لسمية الألومنيوم) بمقدار ٨–١٠ أضعاف تراكمه فى القمم النامية لجذور التراكيب الوراثية المتحملة. ولم يلاحظ استبعاد جوهرى للألومنيوم فى أنسجة الجذور المكتملة التكوين. وكان واضحًا أن الألومنيوم قد استبعد — فى التراكيب الوراثية المتحملة له — من كل من الجدر الخلوية والسيتوبلازم؛ الأمر الذى توافق مع استمرار إفراز مركبات من الجذور تكوِّن معقدات مع الألومنيوم تمنع دخوله إلى الجذور.

وقد حدث التقدم فى فهم هذا الأمر بعد أن تبين أن التراكيب الوراثية المتحملة للألومنيوم من كل من الفاصوليا والقمح تُفرز جذورها — بفعل تنشيط الألومنيوم لها — أحماضًا عضوية خالبة للألومنيوم (هى حامض الستريك فى الفاصوليا وحامض الماليك فى القمح)، مع غياب ذلك النشاط فى التراكيب الوراثية الحساسة من كلا المحصولين. ووجد فى القمح أن إفراز حامض الماليك قاصر على الملليمترات القليلة الأولى من القمة الجذرية، وأن إفراز الحامض يتم فى خلال دقائق من تعرض الجذر للألومنيوم؛ بما يعنى أن كل آلية إفراز حامض الماليك تتواجد فى خلايا الجذر قبل تعرضها للألومنيوم، وأن التنشيط يحدث على مستوى البروتين وليس الجين. ويفترض أن الإفراز المستمر لحامض الماليك يزيد تركيز الحامض فى الطبقة غير المستثارة من

سطح القمة النامية الجذرية لمستويات عالية بما يكفى لخلب جزء جوهرى من الألومنيوم الموجود فى المحيط الجذرى ملامسًا لقمة الجذر، وبذا يُمنع الألومنيوم من دخول الجذر. يستمر إفراز الحامض العضوى مع نمو الجذر خلال التربة؛ وبذا يستمر حاجز الألومنيوم المخلوب حول القمة الجذرية النامية أثناء امتدادها لمناطق جديدة من التربة الحامضية.

وقد تبع ذلك اكتشاف آلية تحمل سمية الألومنيوم من خلال إفراز الجذور للأحماض العضوية فى عديد من الأنواع النباتية، منها — على سبيل المثال — ما يلى:

١- إفراز حامض الماليك فى *Arabidopsis thaliana* بالإضافة إلى القمح.

٢- إفراز حامض الستريك فى كل من الذرة والسورجم والتبغ وفول الصويا.

٣- إفراز حامضى الستريك والماليك فى كل من الشوفان والراى والترتيكيل ودوار الشمس والفجل ولفت الزيت.

٤- إفراز حامض الأوكساليك فى القلقاس والحنطة السوداء.

ومما يؤكد أن آلية إفراز الجذور للأحماض العضوية تلعب دورًا قائدًا فى تحمل النباتات لزيادة تركيز الألومنيوم — غير شيوع الظاهرة فى المملكة النباتية، ما يلى:

١- يوجد ارتباط قوى بين تحمل الألومنيوم وتنشيط الألومنيوم لإفراز الأحماض العضوية، وذلك فى عديد من الأنواع النباتية من ذوات الفلقة الواحدة وذوات الفلقتين.

٢- تؤدى إضافة الأحماض العضوية (أحماض الماليك والستريك والأوكساليك) إلى المحاليل التى تغمر فيها الجذور إلى تقليل سمية الألومنيوم فى الأصناف الحساسة.

٣- لا تنتقل معقدات الألومنيوم مع الأحماض العضوية الثنائية والثلاثية مجموعة الكربوكسيل عبر الأغشية البروتوبلازمية ولا تمتصها الجذور.

٤- تتوافق الانعزالات الوراثية لإفراز الأحماض العضوية مع كل من استبعاد الألومنيوم من القمة النامية الجذرية وتحمل التركيزات السامة من العنصر.

٥- يقتصر إفراز الأحماض العضوية – بفعل تنشيط الألومنيوم لذلك – على القمة النامية الجذرية، التى هى الموقع الأولى لسمية العنصر (Kochian وآخرون ٢٠٠٤).

إفراز الجذور للمركبات الفينولية

تمثل المركبات الفينولية – التى هى مركبات عضوية – مدى واسعًا من المركبات النباتية التى تتضمن الـ alkaloids، والـ flavonoids، والـ terpinoids، والـ glycosides. تكوِّن تلك المركبات معقدات قوية مع الألومنيوم فى الـ pH المتعادل، وأرجع إليها تخليص نبات الشاى وغيره من الأنواع النباتية التى يتراكم فيها الألومنيوم من سمية هذا العنصر. أما دور الإفرازات الفينولية فى المحيط الجذرى فى استبعاد الألومنيوم لكى لا يُمتص فمازال غير واضح. ويرجع السبب فى ذلك إلى إنه فى ظروف الحموضة يتنافس الـ H^+ والـ Al^{3+} على الاتحاد مع المركبات الفينولية؛ مما يحد من قدرتها على تكون معقدات مع الألومنيوم مقارنة بقدرة إفرازات الأحماض العضوية. ومع ذلك .. فإن دورها فى استبعاد الألومنيوم من الامتصاص لا يمكن تجاهله؛ فلقد وجد ارتباطًا أكبر بين معدل إفراز الجذور للفينولات(الـ flavonoids والـ catechin و الـ quercetin) – الذى ينشطه الألومنيوم – ومستوى تحمل الألومنيوم فى ثلاثة أصناف من الذرة، وذلك عما بين معدل إفراز الجذور للأحماض العضوية – الذى ينشطه الألومنيوم – ومستوى تحمل الألومنيوم فى الأصناف ذاتها؛ مما يعنى أن إفراز الألومنيوم قد يلعب دورًا هامًّا فى تحملها للعنصر (Kochian وآخرون ٢٠٠٤).

إحاطة القمة النامية للجذور بمادة هلامية

وجد فى اللوبيا أن المادة الهلامية المحيطة بالقمة النامية للجذر تتحد مع الألومنيوم، وأدت إزالة الهلام النباتى إلى زيادة حساسية الجذور للألومنيوم. ويحدث الأمر ذاته فى جذور القمح، وقد وجد ارتباط بين كمية الهلام التى تُنتجها جذور القمح وتحمل الألومنيوم، واقترح أن الهلام يساعد فى تكوين حاجز أمام انتشار الألومنيوم، أو أنه يعمل على زيادة تركيز الأحماض العضوية التى تفرزها الجذور وتخلب إليها

الألومنيوم؛ بمنع انتشارها بعيدًا عن القمة النامية، ولكن ذلك الهلام لم يحم الجذور من الألومنيوم فى اختبارات المزارع المائية.

إفراز الجذور لأيون الفوسفات

اقترح أن الجذور تُفرز أيون الفوسفات عند قمتها النامية؛ مما يؤدى إلى ترسيب الألومنيوم فى صورة غير ذائبة وغير سامة، إلا إنه لم يثبت أن الفوسفات يلعب دورًا جوهريًا فى تحمل الألومنيوم فى القمح (عن Samac & Tesfaye ٢٠٠٣).

رفع الجذور لـ pH التربة

يؤدى رفع pH التربة حول القمة النامية الجذرية ولو قليلاً — إلى أن تصبح معظم أيونات الألومنيوم على الصورة الأحادية (Al) القليلة السمية بدلاً من الصورة الثلاثية (Al^{3+}) الأشد سمية. وفى دراسة وحيدة أجريت على الـ Arabidopsis وجد فى طفرات متحملة للألومنيوم (غير قادرة على إفراز جذورها لأحماض عضوية بفعل تنشيط الألومنيوم) أن قدرة التحمل ارتبطت بقدرة القمة النامية للجذور على رفع الـ pH حولها (Kochian وآخرون ٢٠٠٤).

آليات أخرى لاستبعاد الألومنيوم

من بين الآليات الأخرى التى يُستبعد بها الألومنيوم اتحاده مع بروتينات تفرزها الجذور، والنفاذية الاختيارية للغشاء البلازمى ضد الألومنيوم؛ مما يمنع وصوله إلى السيتوبلازم (عن Samac & Tesfaye ٢٠٠٣).

إبطال سمية الألومنيوم الممتص

أجريت كثيرًا من الدراسات الخاصة بإبطال سمية الألومنيوم داخل النبات على نباتين يتراكم فيهما الألومنيوم بتركيزات عالية، هما: نبات الزينة *Hydrangea* ونبات الحنطة السوداء. يتراكم الألومنيوم فى الـ Hydrangea حتى تركيز ٣٠٠٠ جزء من المليون، وبسبب هذا التراكم تتحول أزهار (سبلات) النبات من الأحمر إلى الأزرق، علمًا

بأن اللون الأزرق مرده إلى تكوين معقدات بين الألومنيوم وكلا من: delphinidin-3-glucoside، و 3-caffeolyquinic acid. كذلك يتحد الألومنيوم فى هذا النبات مع حامض الستريك، مما يؤدى إلى حمايته من العنصر. ويحدث الأمر ذاته فى الحنطة السوداء – التى يتراكم فيها الألومنيوم حتى تركيز ١٥٠٠٠ جزء من المليون – بتكوين العنصر لمعقدات مع كل من حامض الأوكساليك فى الأوراق وحامض الستريك فى الأوعية الخشبية (Kochian وآخرون ٢٠٠٤).

إن الألومنيوم يرتبط فى النباتات التى يتراكم فيها بمركبات عضوية، مثل: الـ catechin، والأحماض الفينولية، والأحماض العضوية؛ لتكوين معقدات يُخلب فيها غالبًا الألومنيوم فى خلايا متخصصة مثل خلايا بشرة الورقة. ونجد فى الحنطة السوداء أن جذور السلالات المتحملة للألومنيوم تفرز حامض الأوكساليك استجابة لتواجد الألومنيوم فى التربة، كما يتراكم فى خلايا أوراقها – كذلك – معقدات غير سامة من الألومنيوم مع حامض الأوكساليك. ولكى لا يكون الألومنيوم سامًّا عند انتقاله فى أوعية الخشب بالنباتات فإنه يكوّن معقدًا مع حامض الستريك أثناء عملية الانتقال. وفى أحد أصناف الذرة المتحملة للألومنيوم يتراكم فيها العنصر فى الفجوات العصارية لخلايا الجذر. ولقد وجد من دراسة أجريت على القمح فى مزرعة مائية أن الصنف المتحمل يعمل – أولاً بأول وفى خلال ٨ ساعات من التعرض للألومنيوم – على التخلص من خلايا بشرة الجذر واستبدالها بخلايا جديدة لم تتسمم بالعنصر، بينما لم يحدث ذلك فى صنف حساس (عن Samac & Tesfaye ٢٠٠٣).

طرق التقييم لتحمل الألومنيوم وخصائص الانتخاب للصفة

طرق التقييم

يمكن التقييم لتحمل الألومنيوم بأى من الطرق الآتية:

١– التقييم فى المزارع المائية المغذية.

٢– طريقة الصبغ بالهيماتوكسلين hematoxylin.

٣- تقدير النمو الجذرى.

٤- مزارع الخلايا والأنسجة.

٥- التقييم فى أصص تحتوى على تربة ممثلة للحقل.

٦- التقييم فى الحقل.

ويمكن الرجوع إلى مزيد من التفاصيل عن تلك الطرق فى Hede وآخرين (٢٠٠١).

يمكن إجراء التقييم – لتحمل زيادة تركيز الألومنيوم – فى طور البادرة فى الأراضى التى يزيد فيها تركيز هذا العنصر، ولكن يتعين الربط بين استجابة النباتات فى هذا الطور المبكر من النمو واستجابة النباتات البالغة. وقد أجريت بالفعل – معظم دراسات التقييم لتلك الصفة فى أراض شديدة الحموضة.

ونظرًا لسهولة الانتخاب لصفة تحمل التركيزات العالية من الألومنيوم فى مزارع الأنسجة. فقد اعتمد كثير من الباحثين على تقنيات مزارع الأنسجة لتأمين هذه الصفة. ولقد أمكن فى مزارع الأنسجة الحصول على تباينات قادرة على تحمل التركيزات العالية من تلك العناصر. ولقد أمكن بالفعل انتخاب سلالات من عديد من الأنواع النباتية مقاومة للتركيزات العالية من الألومنيوم، من بينها: الطماطم، والأرز، والبطاطس، والجزر.

وفى حالة الجزر المتحمل للألومنيوم فإن خلايا الجزر تفرز حامض ستريك يعمل كعامل مخلبى لخفض تركيز أيون الألومنيوم فى بيئة الزراعة؛ ومن ثم فإنها تفقد سميتها. هذا .. إلاّ أن امتصاص النبات لكميات كبيرة من تلك العناصر وحجزها فى المسافات التى بين الخلايا يمكن أن يشكل خطورة صحية على الإنسان والحيوانات التى تستهلك تلك النباتات (عن Remotti ١٩٩٨).

وقد أمكن انتخاب ٢٨ نباتًا خصبًا من الجزر متحملة للألومنيوم من مزارع كالوس احتوت على تركيزات من كلوريد الألومنيوم تراوحت بين ٠,٥، و ١,٠ مللى مول. ولقد أظهرت جميع النباتات المنتخبة تحملاً للألومنيوم باختبار استطالة الجذور. وفى السلالة الخلوية H7-08 ظهرت السلالات المتحملة بمعدل ٦ × ١٠$^{-٧}$ فى بيئة آجار احتوت على ٠,٥ مللى مول كلوريد ألومنيوم (Arihara وآخرون ١٩٩١).

الخصائص التى يجُرى الانتخاب على أساسها

إن من أهم الخصائص التى يمكن أن يُجرى الانتخاب على أساسها لتحمل سمية العناصر – ومنها الألومنيوم – ما يلى:

١– الوزن الجاف للنموات الخضرية تحت ظروف الشدّ.

٢– طول الجذور فى المزارع المائية تحت ظروف الشدّ.

٣– تشوهات الجذور وتلونها – فى حالة سمية الألومنيوم – فى المزارع المائية تحت ظروف الشدّ.

٤– المحصول، مع قياس المحصول تحت ظروف كل من الشدِّ وعدم الشدِّ، وذلك للآباء وسلالات التربية، وليس للنباتات الفردية فى الأجيال الانعزالية (Singh ١٩٩٣).

التقدم فى التربية لتحمل الألومنيوم

تتباين الأنواع النباتية فى شدة تحملها للألومنيوم، ومن أكثرها تحملاً: الكاسافا واللوبيا والفول السودانى وبسلة بيجون والبطاطس والأرز والراى. ويعد الراى أكثر الحبوب النجيلية تحملاً للألومنيوم، يليه الترتيكيل، فالقمح، فالشعير (Hede وآخرون ٢٠٠١).

تربية القمح

تتوفر اختلافات كثيرة – طبيعية – بين أصناف القمح فى مدى حساسيتها، وتحملها لارتفاع تركيز الألومنيوم الذائب فى التربة. وقد أفاد ذلك كثيرًا فى منع اندثار زراعة القمح فى دولة مثل البرازيل التى تتميز بتربتها العالية الحموضة، والتى يزيد فيها تركيز الألومنيوم الميسر إلى درجة السمية.

بدأت تربية القمح لتحمل الألومنيوم – فى البرازيل – فى عام ١٩١٩ فى أراض شديدة الحموضة. ومن خلال هذا البرنامج اكتشفت صفة تحمل التركيزات العالية من الألومنيوم فى الصنف Polyssu، وهو الذى نقلت منه هذه الصفة إلى جميع الأصناف

التى انتشرت بعد ذلك فى الزراعة فى البرازيل؛ مثل: Frontana، و Rio Nigro، و Bage، و Trintani، و IAS 54، و IAS55، و Londrina. وتنتج هذه الأصناف من ٤-٥ أطنان من القمح/هكتار فى الأراضى العالية الحموضة — التى تبلغ مساحتها ملايين الهكتارات — دونما حاجة إلى إضافة الجير إليها لتعديل الـ pH.

وفى ولاية أوهايو الأمريكية اختبر ٤٣ صنفًا وسلالة من القمح فى أرض ينخفض فيها الرقم الأيدروجينى إلى ٤,٣، ويرتفع فيها كثيرًا تركيز الألومنيوم الذائب، ووجد أن الصنفين Fulton، و Thorne كانا أكثرها تحملاً؛ حيث أنتجا من ٦٠٪-٨٠٪ من محصولهما عند هذا المستوى المنخفض من الـ pH مقارنة بما انتجاه عندما أضيف ٢,٢ طنًّا من الجير/هكتار؛ لتعديل رقم pH التربة ليصبح ٥,٢، بينما لم تنتج الأصناف الأخرى سوى ٢٠٪-٣٠٪ من محصولها تحت ظروف انخفاض الـ pH.

وقد تم التوصل إلى طرق لاختبار تحمل الألومنيوم فى طور البادرة تحت ظروف البيوت المحمية، حيث تُنمّى النباتات فى محاليل مغذية يضاف إليها تركيزات معلومة من الألومنيوم.

وأوضحت الدراسات الوراثية أن تحمل القمح للتركيزات العالية من الألومنيوم يتحكم فيه جين واحد سائد، ولكن يبدو أن تلك الصفة يتحكم فيها جينات مختلفة فى كل من الأصناف Atlas 66، و Blueboy، و Pennoll.

وتتميز الأصناف التى تتحمل التركيزات العالية من الألومنيوم الميسر فى التربة بقدرة جذورها على إفراز مواد ترفع الـ pH فى التربة المحيطة بالجذور مباشرة (حيث يتم امتصاص العناصر)؛ الأمر الذى يؤدى إلى ترسيب الألومنيوم فيها. ويلاحظ أن ارتفاع pH التربة يحدث عند زراعة هذه الأصناف فى كل أجزاء التربة التى يصل إليها نمو الجذور، بينما يكون تعديل الـ pH فى الطبقة السطحية فقط من التربة (طبقة الحرث) عند إضافة الجير. وتعرف تلك الخاصية النباتية المؤثرة فى pH التربة — كذلك — فى كل من: الذرة، والسورجم، وفول الصويا، والعِكرِش fescue، وعشب weeping lovegrass (عن Frey ١٩٨١، و Lewis & Christiansen ١٩٨١).

ومن جهة أخرى .. وجد أن اختلاف أصناف القمح فى تحملها لزيادة الألومنيوم كان مرده إلى اختلافها فى تركيب الغشاء البلازمى الخارجى Plasmalemma لخلايا القمة النامية للجذور، الذى يتحكم فى دخول الأيونات إلى خلايا الجذر. فمثلاً .. وجد أن تركيز الألومنيوم – الذى ينفذ معه العنصر من خلال الغشاء البلازمى – يبلغ فى الصنف المتحمل Atlas 66 من ١٠٠–٢٠٠ مثل التركيز الذى ينفذ معه العنصر من خلال الغشاء البلازمى للصنف الحساس Brevor. وبمجرد نفاذ الألومنيوم إلى داخل الخلايا فإنه يضرها بدرجة متساوية فى كل من أكثر الأصناف تحملاً وأكثرها حساسية (عن Devine ١٩٨٢).

تربية الذرة

تتوفر الاختلافات الوراثية فى القدرة على تحمل التركيزات العالية من الألومنيوم فى الذرة. وقد أوضحت الدراسات الوراثية أن هذه الصفة بسيطة وسائدة. ولكن نظرًا لوجود اختلافات كبيرة فى مستويات تحمل الألومنيوم بين سلالات الذرة وفى العشائر الانعزالية .. لذا يعتقد وجود عدة آليات لتحمل الألومنيوم فى موقع جينى واحد. ولم يمكن إثبات وجود أى تأثير أمى (سيتوبلازمى) فى الصفة.

تربية الشعير

أمكن فى الشعير – كذلك – التعرف على جين واحد سائد يتحكم فى صفة تحمل التركيزات العالية من الألومنيوم. ويوجد هذا الجين – الذى أعطى الرمز Alp – فى الصنفين Dayton، و Smooth Awn 86 (عن Devine ١٩٨٢).

تربية الطماطم

وجد Foy وآخرون (١٩٧٣) اختلافات جوهرية بين أصناف الطماطم فى قدرتها على النمو فى أراض ذات pH ٤٫٢. وكانت أكثر الأصناف حساسية هى Tuckers Favorite، و Anahu، وأكثرها تحملاً Ace، و Owyhee.

وقد احتوت جذور الأصناف المقاومة على كميات أقل من الألومنيوم مما فى جذور الأصناف الحساسة.

كذلك أمكن انتخاب عدة سلالات خلايا Cell lines من صنف الطماطم مارجلوب Marglobe بعد زراعتها فى بيئة مغذية، تحتوى على ألومنيوم فى صورة Al-EDTA بتركيز ٢٠٠ ميكرومول، واحتفظت هذه السلالات بصفة تحمل الألومنيوم حتى مع استمرار نموها فى مزارع ينقصها العنصر، لكن لم يمكن إنتاج نباتات من هذه السلالات؛ لأن الكالس كان مسنًا.

تربية الجزر

أمكن انتخاب سلالات خلايا من الجزر متحملة للتركيزات المرتفعة من الألومنيوم، وهو على صورة كلوريد الألومنيوم، وأمكن إنتاج نباتات كاملة منها. وقد لقحت هذه النباتات ذاتيًا، واختبرت بادراتها فى محلول مغذ يحتوى على تركيز مرتفع من كلوريد الألومنيوم، ووجد أنها كانت على درجة عالية من القدرة على التحمل.

وقد تبين أن سلالات الخلايا التى تتحمل الألومنيوم تفرز فى بيئتها المغذية كميات من حامض الستريك أكثر مما تفرزه السلالات الحساسة، كما أمكن التغلب على سمية التركيزات العالية من الألومنيوم بإضافة حامض الستريك أو الماليك إلى البيئة المغذية. ويبدو أن حامض الستريك الذى تفرزه السلالات — التى تتحمل الألومنيوم — يتحد مع العنصر ويجعله فى صورة مخلبية؛ مما يعنى تعرض الخلايا لتركيزات منخفضة من الألومنيوم تكون أقل ضررًا عليها (عن Starvek & Rains ١٩٨٤).

تربية الفاصوليا

تتوفر القدرة على تحمل التركيزات العالية من الألومنيوم فى صنف الفاصوليا الخضراء Dade، وهى الصفة التى تُستحث فى النباتات بفعل تعرضها للتركيزات العالية من العنصر. وعلى الرغم من معاناة هذا الصنف فى بداية تعرضه لصدمة الألومنيوم فى

صورة ضعف فى معدل استطالة الجذور — كما فى صنف آخر حساس (Romano) — فإنه سريعًا ما يتغلب على تلك الصدمة فى الوقت الذى تستمر فيه معاناة الصنف الحساس (Cumming وآخرون ١٩٩٢).

وبدراسة طبيعة تحمل سمية الألومنيوم فى الفاصوليا، وجد أن الأصناف الأكثر تحملاً — مثل F-15، و Superba كانت أعلى فى معدل نموها الجذرى، كما وجد أن تمثيل الكالوز ارتبط إيجابيًّا مع تركيز الألومنيوم الداخلى بالجذور، وكان دليلاً على سمية الألومنيوم والحساسية له. وبينما يمكن اعتبار كلتا الصفتين مفيدتان فى تقسيم أصناف الفاصوليا حسب تحملها للألومنيوم، فإن صفة معدل استطالة الجذور كانت الأفضل (Massot وآخرون ١٩٩٢).

وتبين لدى مقارنة تأثير تركيز عال من الألومنيوم (٢٠ ميكرومول) على كل من سلالتى الفاصوليا: الحساسة VAX-1، والمتحملة Quimbaya أن الفعل الأولى للألومنيوم فى كلا التركيبين الوراثيين هو وقف استطالة الجذور، ولكن هذا التأثير يقل تدريجيًّا فى كلا التركيبين الوراثيين إلى أن يصبح معدومًا فى الصنف المتحمل فى خلال ٢٤ ساعة من بدء المعاملة، بينما تحدث أضرار كبيرة بجذور التركيب الوراثى الحساس — الذى لا يحدث فيه التعافى بسرعة كافية — وذلك فى خلال ١٢ ساعة من بدء المعاملة. ويبدو أن صفة التحمل — التى تنشط وتستمر فى الصنف المتحمل — تعتمد على تطوير آلية للتخلص من الألومنيوم فى كل من منطقة الانتقال transation zone والاستطالة elongation zone بالجذور (Rangel وآخرون ٢٠٠٧).

تربية القلقاس

أظهر صنف القلقاس Lehua Maoli قدرًا أكبر من قوة النمو وتحمل الألومنيوم عن الصنف Bun Long، وكان الفرق بينهما أعلى ما يمكن عندما كان تركيز الألومنيوم فى مزرعة مائية ٨٩٠ ميكرومول (Miyasaka وآخرون ١٩٩٣أ). ولقد ازداد جوهريًّا محتوى جذور الصنف المتحمل للألومنيوم من الكالسيوم والنحاس ومحتوى أوراقه من

البوتاسيوم عن محتوى جذور وأوراق الصنف الحساس، وكان ذلك مصاحبًا بقدرة أكبر للصنف المتحمل على استبعاد الألومنيوم من أنصال الأوراق (Miyasaka وآخرون ١٩٩٣ب).

وراثة تحمل الألومنيوم

أجريت معظم دراسات وراثة تحمل الألومنيوم على محاصيل الحبوب، وخاصة القمح والراى والشعير والسورجم، والتى كانت صفة التحمل فى معظمها بسيطة، ولكن وجد — مؤخرًا — من دراسات أجريت على الأرز أن صفة التحمل فيه كمية.

القمح

دُرست وراثة تحمل الألومنيوم — باستفاضة — فى القمح، الذى يُعرف منه عديدًا من الأصناف المقاومة، منها: Atlas 66، و ET3، وWaalt، و BH 1146، و Neepawa. وأوضحت الدراسات الوراثية أن تحمل الألومنيوم فى القمح مردها إلى جين واحد سائد، لكن أرجعت صفة التحمل إلى عديد من الجينات الرئيسية فى أصناف أخرى من القمح. وقد أُرجع تحمل الألومنيوم فى الصنف BH 1146 إلى الجين Alt_{BH} الذى يقع على الكروموسوم 4DL. وقد وجد ارتباط قوى بين هذا الجين ومعلما الدنا Xbcd1230، و Xcdo1395، وخاصة المعلم الأول (عن Samac & Tesfaye ٢٠٠٣).

ويستدل من دراسة أجريت على ٣٦ صنفًا من القمح دُرِس فيها الطول النسبى للجذر وإفرازه لحامض الماليك؛ بهدف تقدير مدى تحملها للألومنيوم .. أظهر تحليل للارتباط لهذين المتباينين أن ٨٤٪ من الاختلافات فى الطول النسبى للجذر أمكن تفسيرها بكميات حامض الماليك المفرزة. ويعنى ذلك أن غالبية الاختلافات المشاهدة بين أصناف القمح فى تحملها للألومنيوم مردها إلى آلية فسيولوجية واحدة (Kochian وآخرون ٢٠٠٤).

الراى

يعد الراى من أكثر محاصيل الحبوب تحملاً لعوامل الشدّ البيئى، بما فى ذلك شدّ الألومنيوم. وهذا المحصول – على خلاف القمح – غير متوافق ذاتيًا، أى خلطى التلقيح، وربما يفسر ذلك اكتشاف عددًا أكبر من جينات تحمل الألومنيوم فى هذا المحصول عما اكتشف فى القمح. ومثل القمح .. يحمل الذراع الطويل للكروموسوم الرابع فى الراى جين تحمل رئيسى Alt3. وقد وجد أن هذا الجين يرتبط بالمعلمات الوراثية الخاصة بتتبع الجين Alt_{BH}؛ بما يفيد احتمال تشابه الجينين الخاصين بتحمل الألومنيوم فى المحصولين. وقد وجد جين آخر لتحمل الألومنيوم Alt1 على الذراع القصير للكروموسوم السادس (Kochian وآخرون ٢٠٠٤).

هذا .. وتتوزع جينات مقاومة الألومنيوم فى القمح على الكروموسومات: $5A^L$، $6A^S$، و $2D^L$، و $4D^L$، و $4B^L$، و 5D، و 7D، بينما تتوزع جينات المقاومة فى الراى على الكروموسومات: 3R، و 4R، 6R، مع العلم أن نقل كروموسوم الرى تلك إلى القمح يؤدى إلى تثبيط فعل ما تحمله من جينات مقاومة الألومنيوم (Singh ١٩٩٣).

الشعير

وجد فى الشعير جينًا رئيسيًا لتحمل الألومنيوم على الذراع الطويل للكروموسوم الرابع أُعطى الرمز Alp. وهذا الجين – كما هو الحال بالنسبة للجين Alt3 فى الراى – يرتبط بالمعلمات الوراثية الخاصة بتتبع جين القمح Alt_{BH}، بما يوحى بتشابه الجينات الثلاثة. هذا إلاّ إنه على خلاف الراى والقمح، فإن الشعير حساس بوضوح لسمية الألومنيوم، ولا يُظهر قدرة على التحمل إلا للمستويات المنخفضة جدًّا من العنصر (Kochian وآخرون ٢٠٠٤). ومن بين أصنافه المتحملة والمتوسطة الحساسية Dayton، و Harlan Hybrid، على التوالى. وقد تبين أن الجين Alp متعدد الآليات؛ الأمر الذى يفسر تعدد مستويات التحمل بين الأصناف المتحملة (Samac & Tesfaye ٢٠٠٣).

السورجم

وجد جين واحد رئيسى سائد يتحكم فى تحمل سمية الألومنيوم فى السورجم أُعطى الرمز Alt_{SB}. وعلى خلاف الجينات Alp، و Alt3، و Alt_{BH}، فإن الجين Alt_{SB} لا يرتبط بالمعلمات الوراثية (RFLPs، و SSRs) الخاصة بها، كما أن استجابة التحمل فى السورجم تستغرق أيامًا لكى تظهر كاملة، بما يعنى أن السورجم يسلك مسارًا وراثيًّا وفسيولوجيًا لتحقيق تحمل الألومنيوم يختلف عما فى القمح والشعير والراى (Kochian وآخرون ٢٠٠٤). وقد وجد أن درجة توريث صفة تحمل الألومنيوم فى السورجم عالية نسبيًّا (Singh ١٩٩٣).

الذرة

وجد أن صفة تحمل الألومنيوم فى الذرة يتحكم فيها جين واحد متعدد الآليلات. وعلى الرغم من تحديد جين واحد – أعطى الرمز Alm1 – لتحمل الألومنيوم فى الذرة، فقد اقترح – كذلك – جين آخر أُعطى الرمز Alm2، مع وجودهما على الكروموسومين أرقام ١٠، و ٦، على التوالى. وقد تبين أن الجين Alm1 ذة تأثير أقوى على تحمل الملوحة فى الذرة عن الجين Alm2 (عن Samac & Tesfaye ٢٠٠٣).

هذا .. إلا أن Krill وآخرين (٢٠١٠) وجد أن صفة تحمل الألومنيوم فى الذرة كمية يتحكم فيها أربعة جينات، كما يلى:

Zea mays Alt_{SB} like (ZmASL)

Zea mays aluminum-activated malate transporter 2 (ALMT2)

S-adenosyl-L-homocysteinase (SAHH)

Malic Enzyme (ME)

الأرز

يُعد الأرز أحد أبرز الأمثلة على الطبيعة الكمية لصفة تحمل سمية الألومنيوم. ولقد تبين من عدة تلقيحات أجريت بين تحت النوعين *indica*، و *japonica*، وبين

indica والنوع البرى *Oryza rufipogon* وجود ٢٧ موقعًا (QTLs) ذو أهمية بالنسبة لتحمل الألومنيوم، وذلك كما قدرت بواسطة معدل النمو النسبى للجذور (Kochian وآخرون ٢٠٠٤).

وقد أمكن استخدام تحليل الـ RFLP تحديد ٩ مناطق جينية على ثمانى كروموسومات ذو علاقة بتحمل الألومنيوم، إلا أن واحدة من الـ QTLs — هى QA1R1a — التى عُرِّفت بمعلم الدنا WG110 — وكانت على الكروموسوم رقم ١ — أظهرت أكبر تأثير على نمو جذور الأرز فى مزارع مائية تحتوى على الألومنيوم (Samac & Tesfaye ٢٠٠٣).

فول الصويا

أمكن فى فول الصويا باستخدام تحليل الـ RFLP تحديد خمس QTLs — كل ذات تأثير محدود — تتحكم فى مستوى تحمل الألومنيوم، وذلك فى تلقيح بين الصنف المتحمل Young والسلالة الحساسة PI 416937 (عن Samac & Tesfaye ٢٠٠٣).

البسلة

دُرست وراثة تحمل الألومنيوم فى البسلة فى نباتات الآباء والجيلين الأول والثانى والتلقيحات الرجعية للتلقيح بين السلالتين المتحملتين Azad PI، و PC-55-11-1-2 والسلالتين الحساستين PC-493-5، و PSM-2، مع إجراء التقييم فى محلول مغذٍ يحتوى على ٣٠ جزءًا فى المليون من الألومنيوم، ومع الصبغ بالهيماتوكسلين وملاحظة استعادة الجذور لنموها. وقد أوضحت النتائج أن صفة التحمل بسيطة وسائدة ويمكن نقلها بسهولة ببرنامج تربية بالتهجين الرجعى (Singh & Choudhary ٢٠١٠).

الهندسة الوراثية لتحمل الألومنيوم

يبين جدول (١٢-١) بعض حالات التحول الوراثى التى أجريت بهدف تحسين تحمل الألومنيوم فى النباتات.

جدول (١٢-١): بعض الجينات التى استخدمت فى عمليات تحول وراثى لتحسين تحمل الألومنيوم (عن Kochian وآخرون ٢٠٠٤)

الجين	مصدره	النبات المحول وراثيًا	ناتج التحول الوراثى[أ]
ALR1 (Mg transporter)	*Saccharomyces cerevisiae*	*S. cerevisiae*	+
AtBCB (blue copper binding protein)	*Arabidopsis thaliana*	*A. thaliana*	+
AtBPI (protease inhibitor)	*A. thaliana*	*A. thaliana*	=
AtPOX (peroxidase)	*A. thaliana*	*A. thaliana*	=
Citrate synthase	*Pseudomonas aeruginosa*	*Nicotiana tabacum* *Carica papaya*	+
Cirate synthase	*A. thaliana*	*Daucus carota*	+
Cirate synthase	*P. aeruginosa*	*N. tabacum*	=
Cirate synthase	*A. thaliana*	*Brassica napus*	+
HSP 150(heat shock protein)	*S. cerevisiae*	*A. thaliana*	=
Malate dehydrogenase	*Medicago sativa*	*M. sativa*	+
Mn SOD	*Triticum aestivum*	*B. napus*	+
NtGDI (GDPdissociation) inhibitor)	*N. tabacum*	*A. thaliana*	+
NtPOX (anionic peroxidase)	*N. tabacum*	*A. thaliana*	+
parA	*N. tabacum*	*A. thaliana*	=
parB (Glutathione S-transferase)	*N. tabacum*	*A. thaliana*	+
PEP carboxylase	*M. sativa*	*M. sativa*	=
Phosphatidylserine synthase	*T. aestivum*	*S. cerevisiae thaliana* *N. tabacum*	+ −
Wak1 (wall-associated kinase)	*A. thaliana*	*A. thaliana*	+
Wali5 (protease inhibitor)	*T. aestivum*	*A. thaliana*	=

(أ) (=) لم يحدث تغير فى تحمل الألومنيوم، (+) حدث تحسن فى تحمل الألومنيوم، (−) حدثت تأثيرات ضارة بالنمو النباتى.

سمية المنجنيز وتحمله

سمية المنجنيز

يُعد المنجنيز ثانى أكثر العناصر إضرارًا بالنباتات فى الأراضى الحامضية بعد الألومنيوم. وعلى خلاف الألومنيوم الذى يُحدث ضرره أساسًا فى الجذور، فإن أضرار المنجنيز تظهر — فقط — على النموات الخضرية، وتكون على صورة تقزم فى النمو، وفقد للكلوروفيل، وبقع متحللة بالأوراق. وقد اقترح أن أضرار المنجنيز تحدث جراء حثه لشدٍ تأكسدى، خاصة وأن الاختلافات فى تحمل سمية العنصر يواكبها اختلافات مماثلة فى القدرة على تخفيف الشدِّ التأكسدى المستحث (Kochian وآخرون ٢٠٠٤).

تُخفِّض سمية المنجنيز من نشاط إنزيمات كثيرة، ولكنها تزيد من نشاط بعضها، مثل الـ oxidases — بما فى ذلك IAA oxidase — كما تخفض من معدل التنفس ومن مستويات الـ ATP، وتؤثر فى أيض الكالسيوم والحديد. تحدث معظم أعراض التسمم بالأوراق وتتضمن الاصفرار chlorosis، والتجعد crinkling، والتغضن puckering وكذلك تكوين الأوراق لشكل الفناجين cupping، إلاّ أن هذه الأعراض تختلف من نوع نباتى لآخر (Singh ١٩٩٣).

آليات تحمل النباتات لسمية المنجنيز

تتجنب النباتات أو تقاوم سمية المنجنيز بواحدة أو أكثر من الآليات التالية:

١- تقليل انتقال المنجنيز من الجذور إلى النموات الحضرية كما فى الذرة.

٢- يتوزع المنجنيز بتركيزات مختلفة فى الأجزاء المختلفة من النموات الخضرية كما فى التفاح.

٣- قد يتأكسد المنجنيز M^{2+} إلى M^{4+} فى المحيط الجذرى للنباتات المقاومة؛ مما يؤدى إلى عدم تيسره.

٤- قد يحدث تحديد لتواجد المنجنيز فى الجدر الخلوية للتراكيب الوراثية المتحملة (Singh ١٩٩٣).

جهور التربية لتحمل المنجنيز ووراثة الصفة

البرسيم الحجازى

تتوفر اختلافات بين أصناف وسلالات البرسيم الحجازى فى القدرة على تحمل زيادة تركيز الألومنيوم فى التربة. وقد تبين أن هذه الصفة كمية ويتحكم فيها نظام وراثى إضافى. وقد لوحظ وجود اختلافات بين الهجن العكسية، ولكن تبين أن مردها إلى اختلاف سلالات الأمهات فى حجم البذور؛ الأمر الذى أثر فى الصفات التى اتخذت كمقياس لصفة التحمل.

فول الصويا

وجدت – فى فول الصويا – اختلافات بين الهجن العكسية فى تحملها لزيادة تركيز عنصر المنجنيز، واقترح أن هذه الصفة كمية ويتحكم فيها عوامل سيتوبلازمية وأخرى كروموسومية (عن Devine ١٩٨٢).

الخس

وجدت اختلافات بين أصناف وسلالات جنس الخس *Lactuca* فى تحملها للتركيزات العالية من المنجنيز فى الأراضى المعقمة بالبخار (يؤدى التعقيم بالبخار إلى تيسر كميات كبيرة من المنجنيز – بتركيزات سامة للنبات – فى التربة). وتبين من التلقيحات التى أجريت بين صنف الخس الحساس للمنجنيز Neptune وثلاث أصناف خس غير حساسة (هى: Plenos، و Celtuce، و Troppo) وكذلك سلالة غير حساسة من النوع البرى *L. serriola* .. تبين وجود أعداد مختلفة من الجينات المسئولة عن عدم الحساسية للمنجنيز فى مختلف الأصناف والسلالات كما يلى: جين واحد فى كل من Plenos، و Troppo؛ وجينان فى سلالة *L. serriola*، وربما أربعة جينات فى Celtuce، وتبين وجود ثلاثة من هذه الجينات فى مجموعة ارتباطية واحدة (Eenink & Garretsen ١٩٧٧).

طبيعة وراثة صفة التحمل

يستدل من بعض الدراسات أن تحمل سمية المنجنيز يتحكم فيها عدة جينات تشفر

لناقلات transporters قادرة على نقل أيون المنجنيز Mn^{2+}، ومن ثم خلبه فى الفجوات العصارية (Kochian وآخرون ٢٠٠٤).

وللتفاصيل المتعلقة بوراثة تحمل التركيزات العالية من العناصر المعدنية فى قبيلة النجيليات tribe triticeae .. يُراجع Manyowa & Miller (١٩٩١).

الفصل الثالث عشر

تحمل ظروف فقر التربة فى بعض العناصر، وتحمل عدم تيسر بعض العناصر أو سميتها فى الأراضى القلوية

نركز اهتمامنا فى هذا الفصل على أمرين، هما:

١- مشكلة عدم كفاية محتوى جميع أنواع الأراضى - بصورة عامة - من العناصر الأولية الضرورية للنبات؛ وهى: النيتروجين، والفوسفور، والبوتاسيوم (ويشذ عن تلك الأراضى العضوية بالنسبة لعنصر النيتروجين الذى يكون عاليًا فيها).

٢- مشاكل الأراضى القلوية، وما قد تسببه من عدم تيسر لبعض العناصر أو زيادة تيسر بعضها الآخر إلى درجة السمية.

آليات تحمل نقص العناصر

إن التراكيب الوراثية الكفؤة فى امتصاص العناصر والاستفادة منها mineral-efficient - فى ظروف نقص تلك العناصر - وهى التى تُعرف بالمتحملة لنقص العناصر tolerant to mineral deficiency - تتحقق فيها تلك الصفة من خلال واحدة أو أكثر من خمس آليات، هى كما يلى:

١- القدرة على إعادة توزيع العناصر فى النبات، بنقلها من الأوراق التى تدخل مرحلة الشيخوخة إلى الأوراق الحديثة. وتلك الخاصية معروفة جيدًا بالنسبة لعناصر النيتروجين والفوسفور والبوتاسيوم.

٢- كفاءة امتصاص العناصر؛ الأمر الذى يحدث بإفراز الجذور لأحماض عضوية تزيد من حموضة المحيط الجذى، وتساعد على امتصاص عناصر مثل الحديد بتحويله من صورة الحديديك Fe^{3+} غير الميسرة إلى صورة الحديدوز Fe^{2+} الميسرة.

٣- زيادة سرعة انتقال العناصر داخل الجذر (مثل الحديد) إلى أماكن الحاجة إليه (مثل البورون والبوتاسيوم).

٤- زيادة نسبة الجذور إلى النموات الخضرية.

٥- زيادة كثافة الشعيرات الجذرية وأطوالها (Singh ١٩٩٣).

تحسين كفاءة استخدام العناصر

النيتروجين

إن من أبسط تعريفات كفاءة استخدام النيتروجين NUE أنه كمية المحصول (الحبوب والثمار أو النمو الخضرى ... إلخ) لكل وحدة من النيتروجين المتاح فى التربة. وتوجد مرحلتان لاستعمال النيتروجين خلال دورة حياة النبات. ففى البداية وأثناء تكوين الكتلة البيولوجية يكون هناك امتصاص للنيتروجين وتخزينه واستخدامه فى إنتاج الأحماض الأمينية وغيرها من المركبات النيتروجينية الهامة. وتأتى المرحلة الثانية والتى فيها توزع الكميات المناسبة من النيتروجين لمختلف أجزاء التخزين والتى يتكون منها المحصول الاقتصادى. ونجد خلال مرحلة النمو الخضرى أن الأوراق والجذور الحديثة النامية تكون بمثابة مستودع للنيتروجين الممتص وهى التى تقوم باستخدامه فى تصنيع الأحماض الأمينية وتخزينها من خلال مسار تمثيل النترات. تستخدم هذه الأحماض الأمينية فى تصنيع البروتينات والإنزيمات التى تتطلبها مختلف الأنشطة الأيضية. وفيما بعد — فى أثناء مرحلة النمو التكاثرى — يكون من الضرورى توفر زيادة فى إمدادات المركبات النيتروجينية لأجل الإزهار والمحصول. وفى هذه المرحلة يصبح تمثيل النيتروجين وتحركه حاسمين، وفيه تمثّل الأوراق المصدر الذى يوفر الأحماض الأمينية لأعضاء التكاثر والتخزين. ويشكل النيتروجين الذى يتحرك من الأوراق خلال مرحلة شيخوختها جزءًا هامًّا مما يخزن فى أعضاء التخزين.

تستخدم الأسمدة النيتروجينية — أساسًا — فى صورتى النترات والأمونيوم، وكلاهما متحرك فى التربة، ولا تستفيد المحاصيل الزراعية بأكثر من ٣٠٪–٤٠٪ من الأسمدة الآزوتية المضافة، بينما يُفقد أكثر من ٦٠٪ من النيتروجين بوسائل متعددة، منها:

الرشح، والجريان السطحى، والزنترة (إزالة النيتروجين) denitrification، والتبخر، واستهلاك كائنات التربة له. ويؤدى العمل على زيادة كفاءة النباتات فى استعمال النيتروجين إلى خفض التلوث البيئى، وتكاليف الزراعة.

إن جهود تربية النبات خلال العقود القليلة الماضية أحدثت زيادة جوهرية فى محصول مختلف المحاصيل الزراعية، ورافق ذلك زيادة فى كفاءة استخدمها للنيتروجين nitrogen use efficiency (اختصارًا: NUE). فعلى سبيل المثال .. تُظهر المقارنة بين هجن الذرة التى أُنتجت بين سبعينيات وتسعينيات القرن الماضى حدوث زيادة مضطردة فى استجابة المحصول لزيادة توفر النيتروجين.

ولقد وجدت اختلافات وراثية فى كل من امتصاص النيتروجين، ومحصول الحبوب لكل وحدة من النيتروجين الممتص فى عديد من المحاصيل، منها: القمح والأرز والذرة والذرة الرفيعة والشعير (Kant وآخرون ٢٠١١).

الفوسفور

طوَّرت النباتات آليتين لتصبح أكثر تحملاً لنقص الفوسفور، وهما:

١- تحسين كفاءة استخدام الفوسفور داخل النبات بإعادة تحريكه، وأقلمة أيض النبات، وبوجود تحورات فى ناقلات الفوسفور وعبر الأغشية البلازمية.

٢- تحسين كفاءة امتصاص الفوسفور من التربة بتحوير بناء المجموع الجذرى؛ ليصل إلى الفوسفور حيث يتواجد.

ومن بين التغيرات المورفولوجية التى تواكب نقص الفوسفور: زيادة نسبة الجذور إلى النموات الهوائية، وزيادة عدد الجذور الجانبية وأطوالها، وكثرة الشعيرات الجذرية. ولقد وجدت تلك التغيرات فى عديد من المحاصيل، منها: الفاصوليا، والأرز، ولفت الزيت، وفول الصويا (Fita وآخرون ٢٠١١).

ونظرًا لأن الفوسفور بطئ الانتشار فى التربة، فإن النباتات تتأقلم على ذلك الأمر —

كما أسلفنا — بزيادة مساحة السطح الجذرى الذى يلامس التربة؛ بهدف زيادة كفاءة امتصاص الفوسفور، ومما يؤيد ذلك ما يلى:

١- نجد فى حالات نقص الفوسفور زيادة كبيرة فى نسبة الجذور إلى النموات الخضرية، مع زيادة فى توجه المركبات الكربونية نحو الجذور.

٢- يُحدِث نقص الفوسفور تغيرات جوهرية فى مورفولوجى وهندسة وبناء المجموع الجذرى. ويميز تلك التغيرات زيادة فى التفرعات الجذرية، ونقص فى قطر الجذور، مما يؤدى إلى زيادة مساحة السطح الجذرى الماص بالنسبة إلى حجمه.

٣- زيادة أعداد وأطوال الشعيرات الجذرية؛ مما يؤدى إلى زيادة السطح الماص (عن Kochian وآخرين ٢٠٠٤)

هذا .. وتتوفر مصادر كثيرة لتحمل نقص الفوسفور فى عديد من المحاصيل الزراعية، والتى تعتمد آليتها — غالبًا — على القدرة على إفراز مركبات كيميائية معينة فى المحيط الجذرى، وتحورات فى بناء وهندسة المجموع الجذرى، والارتباط مع بعض الكائنات الدقيقة. وتتوفر — إلى جانب تلك الآليات — اختلافات بين التراكيب الوراثية للمحصول الواحد فى كفاءة استخدامها للفوسفور؛ أى فى مقدار النمو أو الكتلة البيولوجية التى تتكون مقابل كل وحدة من الفوسفور المتوفر.

تتميز التراكيب الوراثية المتحملة لنقص الفوسفور بإفرازها لمركبات تجعل الفوسفور أكثر تيسرًا من مصادره غير الذائبة مثل صخر الفوسفات فى الأراضى الجيرية، وكذلك يزداد مع بعضها نشاط الـ phosphatases فى المحيط الجذرى.

لقد وجد أن نقص الفوسفور يؤدى إلى تنبيه الجذور لإفراز حامضى الماليك والستريك، وهما اللذان يمكنهما جذب الفوسفور من الأسطح المعدنية التى يتواجد فيها العنصر فى صورة معقدة غير ذائبة متحدًا مع أكاسيد الألومنيوم والحديد والكالسيوم، وكذلك الأيدروكسيدات.

ومن بين أهم مميزات التراكيب الوراثية التى تتحمل نقص الفوسفور تخصيصها لجزء

أكبر – من المواد المعدنية المجهزة – للنمو الجذرى، وزيادة كثافة الجذور الدقيقة ذات المسطح الجذرى الكبير، وزيادة أعداد الشعيرات الجذرية وأطوالها، وزيادة تعمق الجذور بشكل عام.

وتتباين – كذلك – التراكيب الوراثية للمحصول الواحد فى مدى استعمار الميكوريزا لجذورها؛ الأمر الذى يرتبط إيجابيًّا بما يمكنها الحصول عليه من الفوسفور، إلا أن تلك العلاقة ليست بهذا الوضوح فى كل المحاصيل (Rengel ١٩٩٩).

الحديد

تسلك النباتات إحدى آليتين لتحمل نقص الحديد، هما كما يلى:

١- الآلية الأولى خاصة بذوات الفلقتين وغير النجيليات من ذوات الفلقة الواحدة، وتتضمن ما يلى:

أ- ازدياد اختزال الحديديك Fe^{3+} إلى حديدوز Fe^{2+} عند الغشاء البلازمى لخلايا الجذر.

ب- زيادة حموضة المحيط الجذرى بزيادة صافى نضح البروتونات.

جـ- زيادة نضح المركبات المختزلة والمخلبية فى المحيط الجذرى.

د- حدوث تغيرات فى هستولوجى ومورفولجى الجذر؛ فيحدث انتفاخ فى القمة النامية الجذرية، ويتكون ما تعرف بالـ rhizodermal transfer cell، وتزداد التفرعات الجذرية، وتكثر الشعيرات الجذرية.

٢- الآلية الثانية خاصة بالنجيليات وتتضمن زيادة إفرازات الـ phytosiderophores فى المحيط الجذرى (Rengel ١٩٩٩).

كما تقوم النباتات التى تتحمل نقص الحديد فى ظروف شدّ العنصر بإنتاج ما يعرف بالخلايا البشْرية الناقلة epidermal transfer cells فى المنطقة التى تلى القمة النامية للجذر. تقوم هذه الخلايا بنضح بروتونات فى التربة؛ مما يؤدى إلى خفض الـ pH، كما قد تقوم بإنتاج مواد مختزلة؛ مما يؤدى إلى تيسر الحديد. كذلك فإن الشعيرات الجذرية

قد تطور هذه الخلايا. ويمكن التعرف على هذه الخلايا بمحتواها السيتوبلازمى الكثيف وتراكم الميتوكوندريا بها فى الأجزاء القريبة من الجدار الخلوى الخارجى. ولهذه الخلايا آلية ضخ نشطة للبروتونات (Hale & Orcutt ١٩٨٧).

الزنك

تتميز النباتات الكفؤة فى استخدام الزنك وتحمل نقصه بما يلى:

١- توجد بها نسبة أعلى من الجذور الطويلة الدقيقة التى يكون قطرها ≤ ٠,٢ مم عما فى النباتات غير المتحملة لنقص الزنك.

٢- تحدث بها تغيرات فى كيمياء وبيولوجيا المحيط الجذرى، متضمنة إفراز كميات أكبر من الـ phytosiderophores التى تخلب إليها الزنك.

٣- زيادة الحد الأقصى لامتصاصها للزنك؛ مما يؤدى إلى زيادة تراكمه فى النبات.

٤- زيادة كفاءة استخدامها للزنك وتحديد تواجده (compartmentalization) داخل الخلايا والأنسجة والأعضاء، متضمنًا زيادة فى نشاط الـ carbonic anhydrase، والإنزيمات المضادة للأكسدة (مثل superoxide dismutase)، والمحافظة على تواجد مجموعات الـ sulfhydryl فى الأغشية البلازمية لخلايا الجذر فى حالة مختزلة (Rengel ١٩٩٩).

المنجنيز

على الرغم من توفر مصادر متنوعة لتحمل نقص المنجنيز فى محاصيل الحبوب، فإن آلية التحمل غير معروفة جيدًا. ولا يعتقد بأن خصائص معينة، مثل: الاستخدام الجيد للمنجنيز داخليًا، والاحتياج الفسيولوجى الأقل للعنصر، وزيادة معدل امتصاص العنصر، والشكل البنائى للمجموع الجذرى .. لا يعتقد بأن لتلك الصفات علاقة بتحمل نقص المنجنيز، بينما يُعتقد بأن خاصية التحمل تتحدد بأمرين، هما:

١- تحديد أماكن تواجد العنصر compartmentalization، وإعادة تحركه فى النبات بصورة أفضل.

٢- إفراز جذور النباتات المتحملة لكميات أكبر من المواد القادرة على جعل المنجنيز غير الميسر أكثر تيسرًا، مثل البروتونات، والمختزلات، والمحفزات الميكروبية (Rengel ١٩٩٩).

التقييم لتحمل نقص العناصر

طرق إجراء التقييم

يمكن إجراء التقييم لتحمل نقص العناصر الغذائية بأى من الطرق الآتية:

١- التقييم فى أصص، وهى طريقة سريعة وقليلة التكاليف نسبيًا، كما يمكن جعل التربة متجانسة بدرجة عالية فيما يتعلق بالعنصر المعنى. هذا إلاّ أن بيئة التقييم غير عملية، فالنمو الجذرى يكون محدودًا؛ ومن ثم يصبح التباين فى النمو الجذرى عديم الأهمية، خاصة فيما يتعلق بحصول الجذور على العنصر من حجم كبير من التربة، أو من على عمق كبير.

هذا .. ولم يمكن الحصول على ارتباط بين كفاءة امتصاص العنصر فى الأصص وتحت ظروف الحقل سوى فى دراسات محدودة خاصة بكل من الزنك والمنجنيز والفوسفور. يصعب كثيرًا العثور على ذلك الارتباط؛ إلا إنه وجد ارتباط عالٍ فى حالة أصناف القمح المتحملة لنقص الحديد من خلال آلية إفراز الجذور للـ phytosiderophores.

٢- يمكن إجراء التقييم فى الحقل مع زراعة صنف قياسى على مسافات متساوية ومحددة ليمكن مقارنة السلالات والتراكيب الوراثية النامية قريبًا منه به.

ويفضل إجراء التقييم فى حقلين يكون العنصر المعنى غير متوفر أو غير ميسر فى أحدهما ومتوفر فى الآخر؛ لكى لا يكون الانتخاب على أساس سلوك التركيب الوراثى فى التربة الفقيرة فى العنصر فقط؛ فيجب أن يكون التركيب الوراثى المنتخب عالى المحصول فى كلتا الحالتين (Rengel ١٩٩٣).

٣- يمكن إجراء التقييم فى المزارع المائية وهى أدق الطرق لإجراء تلك الاختبارات، حيث يمكن التحكم — بدقة فى تركيز كل عنصر يُراد الانتخاب لتحمل نقصه (Singh ١٩٩٣).

الخصائص التى يُجرى على أساسها التقييم

إن من أهم الخصائص أو الصفات التى يمكن إجراء الانتخاب على أساسها لتحمل نقص العناصر، ما يلى:

١- أعراض نقص العنصر، وهى خاصية استخدمت فى الانتخاب لتحمل نقص الحديد والزنك، لكنها ليست دائمًا مفيدة لتشابه أعراض النقص الخاصة ببعض العناصر مع الأعراض التى تحدثها مسببات أخرى، ولأن الأعراض لا تظهر إلا بعد حدوث نقص كبير فى العنصر، حيث يسبق ذلك مرحلة يحدث فيها خفض فى المحصول دون أن تظهر عليه أعراض نقص العنصر.

٢- محتوى العنصر بالأنسجة النباتية، إلا أن ذلك المحتوى يتأثر بمرحلة النمو النباتى، وبعمر النسيج، وببعض العوامل البيئية؛ وبذا .. فهذه الخاصية لا يمكن الاعتماد عليها كثيرًا.

٣- الاختبارات الكيميائية الحيوية التى تعتمد على نشاط بعض الإنزيمات أو تراكم مركبات معينة تعتمد على نشاط إنزيمى معين.

ومن الأمثلة على ذلك، ما يلى:

الإنزيم أو المنتَج الكيميائى الحيوى	يزداد النشاط مع	المحصول	ملاحظات
Phosphatase	نقص الفوسفور	—	اختبار مُرض
Pyruvate kinase	نقص البوتاسيوم(أ)	الشعير	يرتبط جيدًا مع نُقص البوتاسيوم
Peroxidase	محتوى الحديد(أ)	الشوفان – الموالح – الطماطم	دليل مفيد
Pentose accumulation	نقص المنجنيز	—	يستعمل اختبار الـ colarimetry للـ pentose مع نقص البوتاسيوم
Ascorbic acid oxidase	محتوى النحاس(أ)	عدة محاصيل	دليل مفيد
Carbonic acid anhydrase	محتوى الزنك(أ)	عدة محاصيل	حساس مفيد

أ- يشكل العنصر جزءًا من الإنزيم.

٤- المحصول:

طبيعى أن صفة المحصول تحت ظروف شدِّ نقص العناصر تكون هى الأفضل للانتخاب على أساسها. ولذا .. يتعين تقدير المحصول فى كل من ظروف نقص العنصر، وظروف عدم النقص، وإجراء الانتخاب على أساس المحصول تحت ظروف الشدِّ، وكذلك على أساس النسبة بين المحصول فى حالة الشد والمحصول فى حالة عدم الشد. وكبديل لذلك .. يمكن زراعة التراكيب الوراثية التى يُراد اختبارها تحت ظروف الشدِّ، مع زراعة صنف قياسى — ذات قدرة معلومة على تحمل نقص العنصر — على مسافات منتظمة فى الحقل. ويمكن التعبير عن محصول مختلف التراكيب الوراثية كنسبة مئوية من محصول الصنف القياسى فى أقرب قطعة تجريبية مزروعة منه لتلك التراكيب الوراثية. وطبيعى أن الاعتماد على خاصية المحصول يكون — فقط — للآباء والسلالات المنتخبة، حيث لا يمكن تطبيقه على النباتات الفردية فى الأجيال الانعزالية (Singh ١٩٩٣).

مصادر صفة تحمل نقص العناصر وطبيعة التباينات فى الصفة ووراثتها

إن الاختلافات الوراثية بين النباتات يمكن أن تحدد مدى كفاءة النبات فى امتصاص العناصر الغذائية من التربة (Brown ١٩٦٧). وقد أوضح Vose (١٩٦٧) أن دراسة مثل هذه الاختلافات يمكن أن تساعد المربى فى انتخاب وتربية أصناف تصلح للإنتاج تحت ظروف نقص بعض العناصر، أو بغرض زيادة نسبة عنصر معين فى النباتات؛ بهدف تحسين قيمته الغذائية.

تتوفر صفة تحمل نقص العناصر الغذائية فى السلالات البرية وفى الأنواع القريبة من الأنواع المنزرعة وفى الطفرات الطبيعية والمستحدثة، كما أنها تتوفر فى بعض الأصناف المحسنة، وخاصة تلك التى أجريت برامج تربيتها فى مناطق تعانى من نقص معين فى واحد أو أكثر من العناصر الغذائية للنبات. ومن الأمثلة على ذلك صنف فول الصويا Hawkeye ذات الكفاءة العالية فى استخدام الحديد، وكذلك صنف الطماطم Rutgers الذى يتميز بكفاءته فى استخدام الحديد. كما أن نسبة جوهرية من

أصناف القمح التى رُبيت فى استراليا – حيث نقص المنجنيز فى التربة أمر شائع – تعد مقاومة لنقص المنجنيز (Singh ١٩٩٣).

وتتوفر التباينات الوراثية بين أصناف وسلالات المحصول الواحد فى حالات كثيرة، كما تتباين وراثتها من محصول لآخر، كما يلى:

١- الذرة:

وجدت اختلافات فى صفة القدرة على امتصاص أيون الكبريتات بين ثلاث سلالات مرباة داخليًّا من الذرة، كما ظهرت قوة هجين لتلك الصفة فى الهجن.

وتبين أن تراكم عنصر الكالسيوم فى الذرة يتحكم فيه عدة جينات ذات تأثير إضافى. كما أظهرت الدراسات الوراثية تحكم نظام وراثى إضافى فى تركيز كل من الفوسفور، والبوتاسيوم، والمغنيسيوم، والنحاس، والبورون، والزنك، والمنجنيز، والألومنيوم، والحديد فى كيزان الذرة. ووجدت كذلك اختلافات وراثية فى امتصاص وتراكم الفوسفور – فى النباتات – فى كل من المحاليل المغذية والحقل. وتوضح الدراسات إمكان إنتاج هجن من الذرة أكثر قدرة على امتصاص الزنك من الأراضى التى تؤدى فيها زيادة التسميد الفوسفاتى إلى ظهور أعراض نقص الزنك.

وبالنسبة لأصناف الذرة ذات القدرة العالية على تحمل نقص الفوسفور، وجد أن تلك الخاصية ترتبط بكثافة النمو الجذرى، وزيادة نسبته إلى النمو الخضرى، وكثافة تكوين الشعيرات الجذرية، وكذلك ترتبط تلك الخاصية بإفرازات جذرية خاصة تعمل على تيسر الفوسفور المثبت فى صورة فوسفات الحديد أو الألومنيوم.

٢- القمح

توجد تباينات بين أصناف القمح فى قدرتها على تحمل البوتاسيوم.

كذلك تتباين أصناف القمح فى تحملها لنقص الزنك، ووجد أن التراكيب الوراثية المتحملة تفرز جذورها كميات أكبر من الـ phytosiderophore 2-deoxymuginec acid عما تفرزه جذور التراكيب الوراثية الحساسة. كذلك فإن نقص الزنك يزيد من أعداد

بكتيريا الزيدومونادز الفلورية fluorescent pseudomonads، إلاّ أن تلك الزيادة تكون أكبر مع التراكيب الوراثية المتحملة لنقص الزنك.

وتزداد فى التراكيب الوراثية للقمح المتحملة لنقص المنجنيز نسبة مختزلات المنجنيز إلى مؤكسداته فى المحيط الجذرى عما يحدث فى المحيط الجذرى للتراكيب الوراثية الحساسة.

وتزداد كفاءة استخدام النحاس فى أقماح الخبز bread wheat عما فى الأقماج الصلبة durum wheat (Kant & Kafkafi ٢٠١١).

٣- الشوفان:

تتوفر اختلافات وراثية بين أصناف الشوفان فى مدى كفاءتها فى الاستفادة من المنجنيز الميسر لها فى التربة، وتبين أن الأصناف العالية الكفاءة تتميز بارتفاع محتوى نمواتها القمية من عنصر الكالسيوم. وفسر ذلك على أساس أن الكالسيوم يقوم – فى الأصناف العالية الكفاءة فى الاستفادة من المنجنيز – بجزء من الدور الذى يقوم به المنجنيز؛ الأمر الذى يوفر هذا العنصر للتفاعلات الحيوية التى لا غنى عنه فيها.

كذلك يتميز صنف الشوفان Cooker 227 بكفاءة أعلى فى الاستفادة من الحديد الميسر فى التربة عن الصنف TAM 0-312، وتبين أن الصنف الأول (الكفء) كان قادرًا على اختزال أيون الحديديك إلى حديدوز على سطح الجذور، وأن محتواه من الكالسيوم كان أقل من محتوى الصنف الثانى (القليل الكفاءة). وقد اقترح أن الكالسيوم ينافس الحديد أو يثبط فعله فى الصنف TAM 0-312 (عن Devine ١٩٨٢).

وإذا ما قورنت محاصيل الحبوب الصغيرة من حيث كفاءتها فى استخدام الزنك وتحملها لنقصه، فإن ترتيبها يكون كما يلى: الراى > الترتيكيل > الشعير > قمح الخبز > الشوفان > الأقماح الصلدة. وترجع كفاءة الراى العالية فى تحمل نقص الزنك إلى قوة نموه الجذرى، وكفاءته فى امتصاص العنصر ونقله إلى النمو الخضرى، وإفراز

الجذور لـ phytosiderphores محركة للزنك من الجذور، وكفاءة استعمال النبات للعنصر (Kant & Kafkafi ٢٠١١).

٤- الأرز:

قيمت عدة آلاف من أصناف وسلالات الأرز لتحمل النمو فى الأراضى القلوية، وأمكن التعرف على أفضلها؛ حيث استخدمت فى برنامج تربية لإنتاج سلالات عالية المحصول ذات قدرة كبيرة على تحمل قلوية التربة؛ مثل: IR 4427-28-3-2، و IR 4227-10-4-3-1.

كذلك أمكن التعرف على نحو ١٠٠ سلالة من الأرز قادرة على تحمل نقص الزنك، وعلى اختلافات وراثية كثيرة بين السلالات فى تحمل نقص كل من الفوسفور والزنك.

٥- الفول السودانى:

تفرز جذور الفول السودانى المتحملة لنقص الحديد من الصنف ICGV-86031 أيون الأيدروجين فى ظروف نقص الحديد بدرجة أكبر مما يحدث فى الأصناف الحساسة مثل TCGV-37 (عن Devine ١٩٨٢).

وقد وجدت اختلافات جوهرية فى مقاومة الاصفرار الناشئ عن نقص الحديد فى ١٦ صنفًا من الفول السودانى. وقد ازدادت فى الأصناف المقاومة القدرة الاختزالية للجذور (اختزال الحديد) وقدرتها على إطلاق أيون الأيدروجين تحت ظروف شدّ الحديد. وقد لوحظت علاقات ارتباط عالية (r = ٠,٧٩) بين قدرة الجذور على اختزال الحديد وشدة الاصفرار (Gao & Shi ٢٠٠٧).

٦- العدس:

يتبين من دراسة أجريت على ١٠ تراكيب وراثية من العدس أن التراكيب الوراثية ذات الشعيرات الجذرية الكثيفة (وهى: Barimasur-3، و Barimasur-4) كانت الأكثر تفوقًا فى امتصاص العناصر الأقل تيسرًا فى التربة (وهى البوتاسيوم والفوسفور والحديد والمنجنيز والنحاس والزنك والموليبدنم)، وهى التى يكون انتقالها نحو الجذور بالانتشار محدودًا (Gahoonia وآخرون ٢٠٠٦).

٧- الطماطم:

أ- النيتروجين:

قيم O'Sullivan وآخرون (١٩٧٤) ١٤٦ سلالة من الطماطم للقدرة على النمو فى محول مغذٍ، يحتوى على مستوى منخفض من الآزوت؛ بتوفير العنصر بمعدل ٣٥ ملليجرامًا فقط لكل نبات، ووجدوا اختلافات وراثية بين السلالات من حيث كفاءتها فى الاستفادة من الكميات المتاحة من العنصر، معبرًا عن ذلك بالملليجرام من المادة الجافة التى يُصَنِّعها النبات مقابل كل ملليجرام من الآزوت الممتص. وتحت هذه الظروف .. كان الوزن الجاف للسلالات ذات الكفاءة العالية أعلى بمقدار ٤٥٪ من السلالات القليلة الكفاءة.

وقد تبين من الدراسات الوراثية — التى أجريت على أكثر وأقل الأصناف كفاءة فى الاستفادة من الكميات القليلة المتاحة لها من الآزوت — أن هذه الصفة يتحكم فيها عدد قليل من الجينات، وأن الكفاءة العالية صفة سائدة، مع ظهور تفاعلات آليلية من النوع الإضافى × الإضافى.

ب- الفوسفور:

وجد Coltmann وآخرون (١٩٨٥) اختلافًا فى معدل النمو بين سبع سلالات من الطماطم عند نقص الفوسفور فى بيئة الزراعة، علمًا بأن هذه السلالات تتماثل فى معدل نموها فى ظروف التغذية الطبيعية. وقد وصلت هذه الاختلافات إلى ٧٣٪. وأوضحت الدراسة أن معدل امتصاص الفوسفور لكل وحدة من وزن — أو طول — الجذر كان عاملاً أوليًا فى تحديد قدرة السلالة على امتصاص العنصر. كذلك كان لمدى قدرة السلالات على الاستفادة من الفوسفور الممتص دور هام فى إبراز فروق النمو بينهما تحت ظروف نقص العنصر.

ونظرًا لأن الفوسفور لا ينتقل فى التربة .. فإن كفاءة النباتات فى الاستفادة من الكميات المتاحة منه تتحدد بمدى تغلغل المجموع الجذرى فى التربة (عن Bliss ١٩٨١). وقد أوضحت دراسات Coltman (١٩٨٧) أن سلالات الطماطم القادرة على

تحمل نقص الفوسفور كانت أكثر كفاءة فى امتصاص العنصر، كما كانت شعيراتها الجذرية — تحت ظروف نقص العنصر — أطول، وغطّت الجذور لمسافة أطول مما فى السلالات الحساسة.

وقد وجد أثناء تقييم عدد من سلالات الطماطم للكفاءة فى امتصاص الفوسفور من محلول مغذ يحتوى على العنصر — بتركيز منخفض قدره ٩٧ ميكرومول — أن السلالة P.I. 121665 كان على درجة عالية من الكفاءة. وقد تميزت هذه السلالة — دون غيرها — بكثافة شعيراتها الجذرية؛ لذا أطلق على هذا الشكل المظهرى اسم الجذر القطنى Cottony root. وبرغم أن سلالة أخرى — هى P.I. 1102716 — كانت على نفس القدر من الكفاءة فى امتصاص الفوسفور .. إلا أن جذورها كانت عادية. وقد وجد Hochmuth وآخرون (١٩٨٥) أن صفة الجذر القطنى متنحية، ويتحكم فيها جين واحد أعطى الرمز crt.

جـ – البوتاسيوم:

قيم Makmur وآخرون (١٩٧٨) ١٥٦ سلالة من الطماطم للقدرة على النمو فى محلول مغذٍ يحتوى على مستوى منخفض من البوتاسيوم قدره ٥ ملليجرامات لكل نبات، ووجدوا اختلافات كبيرة بينها فى كفاءتها فى استغلال الكميات القليلة المتاحة من العنصر؛ معبرًا عن ذلك بعدد ملليجرامات المادة الجافة التى ينتجها النبات مقابل كل ملليجرام من البوتاسيوم الممتص. وكان الوزن الجاف لأعلى السلالات كفاءة فى الاستفادة من البوتاسيوم — تحت هذه الظروف — يزيد بمقدار ٧٩٪ عن أقل السلالات كفاءة. وقد احتوت السلالات العالية الكفاءة على بوتاسيوم يقل بنسبة ٣٩٪، وصوديوم يزيد بنسبة ٢٩٪ فى أنسجتها؛ مقارنة بالسلالات المنخفضة الكفاءة. وأوضحت الدراسات الوراثية على هاتين السلالتين أن الجينات التى تتحكم فى الكفاءة العالية ذات تأثير إضافى أساسًا، بينما كان تأثير السيادة والتفوق أقل.

وبرغم أن عنصر الصوديوم ليس ضروريًّا لنمو الطماطم، إلا أنه يمكن أن يحل محل البوتاسيوم فى أمور عامة؛ مثل تنظيم الضغط الأسموزى؛ لذا .. فإن فصل تأثيرات كفاءة

استفادة النبات من عنصر البوتاسيوم – في الأمور التي ليس للصوديوم علاقة بها – عن التأثيرات في الأمور التي يكون للصوديوم علاقة بها .. يعد ضروريًا لتحديد كفاءة السلالات في الاستفادة من البوتاسيوم بصورة أفضل؛ وبناء على ذلك .. قام Fidgore وآخرون (١٩٨٩) بتقييم ١٠٠ سلالة من الطماطم في محلول مغذٍ يحتوى على مستوى منخفض من البوتاسيوم قدره ٠,٠٧١ مللى مول في غياب – أو وجود – الصوديوم المضاف)؛ للتعرف على الاختلافات بين السلالات في كفاءة استعمال البوتاسيوم، وفي كفاءة إحلال الصوديوم محل البوتاسيوم، وفي تراكم الصوديوم بالأوراق العليا.

واعتمادًا على النتائج المتحصل عليها .. اختيرت خمس سلالات تمثل أقصى الاختلافات في الصفات السابقة، وأجريت بينها كل التلقيحات لدراسة وراثة تلك الصفات. وقد توصل الباحثون إلى أن درجة توريث صفة كفاءة استعمال البوتاسيوم – في غياب الصوديوم – منخفضة، وتتأثر – جوهريًا جدًّا – بكل من فعل الإضافة والسيادة والإضافة × الإضافة. وكانت درجة توريث صفة كفاءة إحلال الصوديوم محل البوتاسيوم عالية، وتأثرت جوهريًا جدًّا بفعل الإضافة والسيادة. كذلك كانت درجة صفة تراكم الصوديوم بالأوراق العليا عالية، وتأثرت – جوهريًا جدًّا – بفعل الإضافة. هذا .. وكان Makmur وآخرون (١٩٧٨) قد وجدوا أن إحدى السلالات ذات الكفاءة العالية في الاستفادة من البوتاسيوم تستجيب لإضافة الصوديوم حتى مع توفر البوتاسيوم بدرجة متوسطة.

كذلك قيمت ١٠٠ سلالة من الطماطم – حُصل عليها من مناطق جغرافية متباينة – للقدرة على امتصاص البوتاسيوم، والنمو في صورة تراكم للمادة الجافة، وذلك في مستويين من البوتاسيوم (في مزرعة رمل وزيوليت sand-zeolite) هما: مستوى منخفض (٠,٢٥ مللى مول K)، ومستوى مرتفع (١,٠ مللى مول K)، وأمكن تقسيم السلالات إلى ثلاث مجاميع، كما يلي:

١- مجموعة كفوءة تميزت بقدرتها على امتصاص البوتاسيوم في ظل ظروف شدِّ العنصر، مع تراكم للمادة الجافة مساوٍ للتراكم الحادث في ظل ظروف كفاية البوتاسيوم.

٢- مجموعة غير كفوءة تميزت بقدرتها على النمو الجيد فى ظروف كفاية البوتاسيوم، ولكن بقدرة منخفضة على امتصاص العنصر فى ظل ظروف نقصه، مع انخفاض فى الوزن الجاف فى تلك الظروف.

٣- مجموعة بطيئة النمو تميزت بمحتوى منخفض من البوتاسيوم فى أنسجتها وبوزن جاف منخفض أيًّا كان مستوى البوتاسيوم فى بيئة الزراعة.

ولقد تميزت سلالات المجموعة الكفوءة بكثافة نموها الجذرى وطوله، وبزيادة معدل تدفق البوتاسيوم لكل وحدة من طول الجذر فى ظل ظروف شدِّ العنصر (Chen & Gabelman ١٩٩٥).

د- الكالسيوم:

قام English & Maynard (١٩٨١) بتقييم ٢٤ صنفًا وسلالة من الطماطم من حيث القدرة على النمو فى محلول مغذٍ يحتوى على تركيز منخفض من الكالسيوم قدره ١٦,٥ ملليجرام كالسيوم لكل نبات، ووجدا اختلافات وراثية بينها فى الاستفادة من الكميات المتاحة من العنصر، معبرًا عن ذلك بعدد ملليجرامات المادة الجافة التى ينتجها النبات مقابل كل ملليجرام من الكالسيوم الممتص. كانت أكثر السلالات كفاءة هى سلالة الطماطم P.I. 205040، والسلالة P.I. 129021 من الهجين النوعى *L. esculentum* x *L. pimpinellifolium* اللتان احتفظتا بكفاءتهما العالية حتى فى المستويات المرتفعة من الكالسيوم.

كذلك قام Giordano وآخرون (١٩٨٢) بدراسة مماثلة على ١٣٨ سلالة من الطماطم، ووجدوا اختلافات وراثية بينها فى كفاءة الاستفادة من الكالسيوم المتاح لها؛ حيث أعطت السلالات العالية الكفاءة وزنًا جافًا يزيد بمقدار ٨١٪ على السلالات القليلة الكفاءة، بينما كان الوزن الجاف لجميع السلالات متقاربًا حينما كان الكالسيوم متوفرًا بتركيز كافٍ قدره ٤٠٠ ملليجرام لكل نبات. وقد أظهرت الدراسة أن السلالات العالية الكفاءة كانت أكثر قدرة على امتصاص الكالسيوم من المحاليل المغذية الفقيرة بالعنصر، وأكثر كفاءة فى الاستفادة مما تمتصه منه.

كما تبين من دراسة وراثية — أجريت على أكثر وأقل السلالات كفاءة — أن هذه الصفة تتأثر أساسًا بالفعل الإضافى للجينات. وفى دراسة وراثية أخرى — أجريت على اربع سلالات تمثل أقصى الاختلافات فى الاستفادة من الكالسيوم المتوفر بكميات قليلة قدرها ١٠ ملليجرامات من العنصر لكل نبات (Li & Gabelman ١٩٩٠) — وجد أن الكفاءة (معبرًا عنها بالوزن الجاف للنبات) تتأثر بفعل الإضافة والسيادة للجينات المتحكمة فى الصفة، التى تراوحت درجة توريثها — على النطاق العريض — من ٦٣٪ إلى ٧٩٪، وعلى النطاق الضيق .. من ٤٧٪ إلى ٤٩٪، ومن ٦٨٪ إلى ٧٥٪ فى عائلتين مختلفتين.

هـ — البورون:

لوحظ وجود اختلافات وراثية فى توزيع البورون بين الأعضاء النباتية فى صنفى الطماطم المتحمل Rutgers وغير المتحمل Brittle، كما كان امتصاص البورون أعلى جوهريًا فى Rutgers (Bellaloui & Brown ١٩٩٨).

٨ — الفاصوليا:

قيمت ٢٨٠ سلالة وصنفًا من الفاصوليا (معظمها من برامج تربية أجريت فى أفريقيا) لتحمل نقص عناصر النيتروجين والفوسفور والبوتاسيوم، وتحمل سمية الألومنيوم والمنجنيز، وأمكن التعرف على عدة تراكيب وراثية متحملة، كما يلى:

الصفة	السلالات المتحملة
تحمل نقص الفوسفور	**RWR 382, RAO 55, ACC 433, XAN 76, MMS 224**
تحمل نقص البوتاسيوم	**ICA Pijao, EMP 84**
تحمل سمية الألومنيوم	**Muhinga, Ntekerabsilimu, 7/4 ACC**
تحمل سمية المنجنيز	**MCM 5001, XAN 76**

وقد أظهرت الأصناف XAN 76، و RAO 55، و OBA 1 قدرة جيدة على النمو تحت عدة ظروف نقص وسمية للعناصر، وكان برنامج تربية الفاصوليا فى راوندا الأغنى فى التراكيب الوراثية المتحملة لنقص النيتروجين وسمية المنجنيز، بينما بدا برنامج التربية فى أوغندا الأفضل فى السلالات المتحملة لنقص الفوسفور، وكان واضحًا أن

منطقة البحيرات العظمى كانت الأغنى بالسلالات المتحملة لسمية الألومنيوم (Wortmann وآخرون ١٩٩٥).

ونتناول – فيما يلي – عرضًا للتباينات بين أصناف وسلالات الفاصوليا في تحمل نقص مختلف العناصر الغذائية وجهود التربية في هذا الشأن:

أ– النيتروجين:

توجد تباينات وراثية بين أصناف وسلالات الفاصوليا في قدرتها على الحصول على النيتروجين من التربة، وفي تثبيت النيتروجين من خلال العلاقة التعاونية مع بكتيريا العقد الجذرية، وفي توجيه استخدامات النيتروجين. ومن أهم استخدامات النيتروجين في النبات تلك التي تكون في البناء الضوئي، وخاصة في تكوين الـ 1,5-l-ribulose biphosphate carboxylase (الـ rubisco) والكلوروفيل والبروتينات ذات الصلة. وتعرف كفاءة الأوراق المفردة في استخدام النيتروجين في البناء الضوئي بأنها المعدل اللحظي لتمثيل ثاني أكسيد الكربون لكل وحدة مساحة ورقية مقسومًا على كتلة النيتروجين لكل وحدة مساحة ورقية، وتعد هذه الكفاءة مكونًا هامًّا للكفاءة العامة لاستخدام النيتروجين في النبات؛ وبذا .. فإن لها أهمية في تربية الفاصوليا لزيادة كفاءة استخدام النيتروجين. ولقد وجدت ارتباطات بين مساحة الورقة ومحتواها من المادة الجافة، ومحتواها من النيتروجين (Kimani وآخرون ٢٠٠٣).

وتعد أصناف الفاصوليا القصيرة أقل كفاءة من الأصناف غير المحدودة النمو والمدادة في امتصاص النيتروجين، ولكن توجد مع ذلك تباينات وراثية كبيرة بين أصناف كل فئة منها. وتعد فترة بقاء الأوراق هامة بالنسبة لكفاءة استخدام النيتروجين (Wortmann وآخرون ١٩٩٥)؛ حيث وجد أن التراكيب الوراثية ذات الأوراق التي لا تعمِّر كثيرًا أكثر كفاءة في استعمال النيتروجين عن نظيراتها من ذوات الأوراق التي تعيش لفترات أطول (Kimani وآخرون ٢٠٠٣).

وقد أُجريت تلقيحات دايليل diallel بين ثمانية أصناف واسعة الانتشار من

الفاصوليا، منها ثلاثة متحملة لنقص النيتروجين (هـى: CAL 143، و CIM 9314-36، و AFR 708)، والخمسة الأخرى غير متحملة، وقيمت الآباء وعشائر الجيل الأول تحت ظروف نقص النيتروجين وظروف توفره باعتدال. ولقد تبين أن النمو الجيد تحت ظروف نقص النيتروجين يتحكم فيه نظام وراثى إضافى. وكان CAL 143 أفضل الأصناف فى تحمل نقص النيتروجين وتميز بقدرة عالية على التآلف فى كل من ظروف نقص العنصر وتوفره باعتدال (Kimani وآخرون ٢٠٠٣).

ب- الفوسفور:

تتوفر اختلافات وراثية كبيرة فى كفاءة امتصاص الفوسفور بين أصناف وسلالات الفاصوليا البرية والمنزرعة (Araujo وآخرون ١٩٩٨).

ولقد أمكن التوصل إلى سلالات من الفاصوليا أكثر قدرة على تحمل نقص الفوسفور؛ بل إنها قد تغل محصولاً أعلى عند نقص الفوسفور؛ مقارنة بما تغله عند زيادة التسميد بالعنصر (عن Devine ١٩٨٢).

ووجد أن لكثافة الشعيرات وكثافة النموات الجذرية وأطوالها (وليس أقطارها) وبنائها أهمية كبيرة فى امتصاص الفوسفور، وهى الصفات التى وجدت تباينات وراثية كبيرة فيها بين أصناف وسلالات الفاصوليا (Kimani وآخرون ٢٠٠٣).

وأوضحت دراسات Yan آخرون (١٩٩٥أ) وجود تباينات كبيرة بين أصناف وسلالات الفاصوليا فى كفاءة امتصاص واستخدام الفوسفور للنمو الخضرى، وبدا أن التراكيب الوراثية ذات البذور الكبيرة الحجم كانت أكثر كفاءة. كما تبين (Yan وآخرون ١٩٩٥ب) وجود تباينات مماثلة خاصة بكفاءة استخدام الفوسفور للنمو التكاثرى، إلاّ أنه لم يلاحظ وجود ارتباط دائم بين كفاءة استخدام الفوسفور للنمو الخضرى والنمو التكاثرى.

وقد درس Fawole وآخرون (١٩٨٢) وراثة كفاءة استفادة نبات الفاصوليا من الكميات المتاحة من عنصر الفوسفور — تحت ظروف نقص العنصر — واستخدمت لذلك ست عائلات من الفاصوليا، ناتجة من تلقيحات بين سلالات منتخبة ذات كفاءة عالية، أو

متوسطة، أو منخفضة فى الاستفادة من العنصر. واتخذ الباحثون الوزن الكلى للنبات — تحت ظروف نقص العنصر — دليلاً على كفاءة النبات فى الاستفادة منه. وقد أوضحت الدراسة أن التفوق Epistasis كان له دور كبير فى وراثة تلك الصفة، خاصة تأثيرات الإضافة × الإضافة، والسيادة × السيادة، والإضافة × السيادة. وقد كانت تقديرات درجة توريث الصفة على النطاقين (العريض والضيق) عالية.

وتُعد صفات الوزن الجاف للجذور والنموات الخضرية، وامتصاص الفوسفور واستخدامه من الصفات الهامة لتحمل نقص الفوسفور فى الفاصوليا. وقد قدرت درجة توريث صفة امتصاص الفوسفور — المتحصل عليها من الـ parent offspring regression (درجة توريث على النطاق الضيق) بنحو ٤٠٪. أما النمو الجذرى — كدليل على كفاءة استعمال الفوسفور — فقد وجد أنه صفة كمية، وقدرت درجة توريثها على النطاق العريض بين ٠,٦٩، و ٠,٨٩. وفى دراسة أخرى .. لعب التفوق epistasis (وخاصة التفاعلات إضافى × إضافى، وسيادة × سيادة) دورًا رئيسيًّا فى كفاءة استعمال الفوسفور. كذلك وجدت تأثيرات جينية جوهرية للإضافة والسيادة، وتقديرات لدرجة التوريث على النطاق الضيق تراوحت بين ٠,٤٥، و ٠,٧٦ وقد استخدمت سلالة الفاصوليا P.I. 206002 — ذات الكفاءة العالية فى امتصاص الفوسفور — فى برنامج للتربية لُقحت فيه مع الصنف Sanilac، وأفرز البرنامج عدة سلالات متحملة لنقص الفوسفور (Wortmann وآخرون ١٩٩٥).

ولمزيد من التفاصيل الخاصة بتحمل الفاصوليا لنقص الفوسفور يراجع Lynch & Beebe (١٩٩٥).

جـ — البوتاسيوم:

لم يتمكن Shea وآخرون (١٩٦٧) من التعرف على اختلافات وراثية بين أصناف وسلالات الفاصوليا؛ من حيث قدرتها على امتصاص عنصر البوتاسيوم، إلا أنهم وجدوا اختلافات بينها فى مدى كفاءتها فى تمثيل البوتاسيوم الممتص، علمًا بأن تلك الاختلافات لم يكن مردها إلى اختلاف السلالات فى حجم البذور. وقد تبين أن

صفة الكفاءة العالية فى تمثيل البوتاسيوم يتحكم فيها جين واحد متنح، أعطى الرمز Ke.

د- الحديد:

درس Coyne وآخرون (١٩٨٢) وراثة القدرة على تحمل نقص عنصر الحديد فى الفاصوليا فى النسل الناتج من التلقيح بين السلالة الشديدة الحساسية P.I.165078، والأصناف المقاومة GN Valley، و GN Emerson، و GN UI 59. وقد أوضحت نتائج الجيل الثانى أن المقاومة كمية وسائدة سيادة تامة، بينما تبين من نتائج الجيل الثالث أن المقاومة يتحكم فيها زوجان من الجينات.

هذا .. وتتحكم الجذور فى امتصاص الحديد فى الطماطم، وفول الصويا، والحمص؛ وهو ما تحقق بدراسات التطعيم التى استخدمت فيها طعوم حساسة لنقص الحديد، وأصول مقاومة؛ حيث لم تظهر أعراض الاصفرار الناشئ من نقص الحديد فى الطعوم. كما تأكدت هذه الحقيقة بعمل التطعيم العكسى (باستخدام طعوم مقاومة لنقص الحديد، وأصول حساسة)؛ حيث ظهرت أعراض الاصفرار الناشئ من نقص الحديد على الطعوم.

وحينما أجرى Zaiter وآخرون (١٩٨٧) دراسة تطعيم مماثلة على الفاصوليا استخدموا فيها الصنفين المقاومين لنقص الحديد GN Emerson، و Neb-WMI-83-10 والصنفين الحساسين P.I. 165078، و Steuben Yellow Eye — تبين أن الأصول هى التى تتحكم فى المقاومة لنقص العنصر، ربما بسبب قدرتها على امتصاص العنصر أو نقله إلى السيقان. وقد كان نقص الحديد أكثر وضوحًا فى الحرارة المنخفضة (٢٤°م نهارًا، و ١٣°م ليلاً) منه فى الحرارة المرتفعة (٢٩,٥°م نهارًا، و ١٨,٥°م ليلاً).

وفى دراسة موسعة عن وراثة القدرة على تحمل نقص عنصر الحديد استخدمت فيها ثلاثة تراكيب وراثية حساسة، وسبع مقاومة (هى: GN Valley، و GN 1140، و UI 59، و GN Emerson، و Pinto Ep-1، و Pinto Olathe، و Black Neb-WMI-83-10)، ودرست الصفة فى الآباء والجيل الثانى، وبعض سلالات الجيل الثالث — وجد Zaiter

وآخرون (١٩٨٧أ) أن صفة المقاومة يتحكم فيها زوجان من العوامل الوراثية السائدة المكملة لبعضها.

وتجدر الإشارة إلى أن مستوى الحديد المنخفض فى أوراق الفاصوليا ليس دليلاً على نقص العنصر فى النبات؛ إذ إن تركيز العنصر فى الأوراق التى تظهر عليها أعراض الاصفرار غالبًا ما يكون مساويًا — أو أعلى من — تركيز العنصر فى الأوراق الخضراء العادية؛ ويرجع ذلك إلى أن أقل من ١٪ من كمية الحديد التى توجد فى النبات هى التى تدخل فى التفاعلات الحيوية، بينما يتواجد معظم الحديد فى الفيتوفرِّين Phytoferrin الذى لا يكون ميسرًا بسرعة عند الحاجة إليه فى التفاعلات الحيوية.

٩- اللوبيا:

تستجيب سلالة اللوبيا IT90K-277-2 لإضافات صخر الفوسفات للتربة بزيادة المحصول، هذا بينما تستجيب السلالة IT89KD-288 سلبيًّا لمعاملة صخر الفوسفات بارتفاع المحصول عند عدم إضافة الصخر، وانخفاضه عند المعاملة بالصخر.

وأوضحت الدراسات أن بعض البقوليات قادرة على إفراز كميات كبيرة من الأحماض العضوية فى المحيط الجذرى استجابة لنقص الفوسفور.

وتبعًا لإحدى الدراسات فإن خصائص استعمال الفوسفور فى اللوبيا ربما يتحكم فيها جين واحد سائد. وفى دراسة اخرى وجدت انعزالات فائقة الحدود فى كفاءة امتصاص الفوسفور؛ مما يدل على تحكم عدة جينات فى الصفة بتأثير قليل لكل منها (عن Ojo وآخرين ٢٠٠٧).

دُرست وراثة استخدام الفوسفور فى اللوبيا بالتلقيح بين السلالة IT90K-277-2 التى تستجيب إيجابيًّا للمعاملة بصخر الفوسفات والسلالة IT89KD-288 التى تستجيب سلبيًّا لتلك المعاملة، وذلك فى كل من الآباء والجيلين الأول والثانى والتهجينين الرجعيين، وكانت النتائج كما يلى:

١– ظهرت اختلافات جوهرية عالية جدًا بين العشائر الست فى كل من محتوى البذور من الفوسفور ومحصول البذور.

٢– كان محتوى بذور نباتات الجيل الأول من الفوسفور (٠,٣١ مجم/جم) أعلى من القيمة الوسطية بين الأبوين (٠,٢٧ مجم/جم).

٣– كان محصول بذور الجيل الأول (٤٨,٠٣ جم/نبات) أعلى جوهريًا – كذلك – من القيمة الوسطية بين الأبوين (٢٨,٠٨٥ جم/نبات)؛ بما يعنى وجود قوة هجين فى كلتا الصنفين.

٤– لم يظهر أى تأثير أمى أو سيتوبلازمى على أى من الصنفين.

٥– أسهمت التأثيرات غير الإضافية (تأثيرات السيادة والتفوق) بصورة جوهرية فى التباينات الوراثية الكلية لكلتا الصفتين.

٦– كانت صفة تركيز الفوسفور بالبذور ومحصول البذور تحت تأثير وراثى كمى، بينما تأثرت الصفة الثانية سلبيًا بوجود تفوق.

٧– كانت درجة التوريث على النطاق الضيق لصفة تركيز الفوسفور بالبذور ٥٠,١٥٪ (Ojo وآخرون ٢٠٠٧).

١٠– النوع *Cucumis melo*:

قيمت ٤٠ سلالة من *Cucumis melo* – تمثل أكبر قدر من التنوع الوراثى داخل النوع – للتعرف على بنائها الجذرى فى الظروف الطبيعية وظروف نقص الفوسفور، وذلك فى مرحلة البادرة. أظهرت الدراسة وجود اختلافات وراثية بين السلالات المقيَّمة فى طبيعة بناء مجموعها الجذرى، حيث كان الجذر الوتدى هو السائد فى السلالات البرية والمجلوبة exotic، فيما كان المجموع الجذرى الأكثر تفريعًا هو السائد فى السلالات والأصناف المزروعة. كذلك لوحظت اختلافات بين مجموعة من السلالات المختارة من بين الـ ٤٠ سلالة فى استجابة الجذور للنقص الشديد فى

الفوسفور. وقد ارتبطت التباينات فى امتصاص الفوسفور وكفاءة استعماله مع التباينات فى بناء المجموع الجذرى. ففى كل من *C. melo* ssp. *melo*، و *C. melo* ssp. *inodorus*، و *C. melo* ssp. *flexuosus* كان المجموع الجذرى للسلالات البدائية أكبر وأكثر تفرعًا وأكثر كفاءة فى امتصاص الفوسفور، وهى تمثل مجموعة قريبة من بعضها وراثيًّا لأجل التربية. وفى كل من *C. melo* ssp. *agrestis*، و *C. melo* ssp. *conomon*، و *C. melo* ssp. *momordica* يمكن استخدام سلالات منها كمصادر لتحسين التباين فى بناء المجموع الجذرى وكفاءة استعمال الفوسفور (Fita وآخرون ٢٠١١).

١١- القنبيط

اختبر Hochmuth (١٩٨٤) كفاءة ٤٠ سلالة من القنبيط فى الاستفادة من الكالسيوم الذى وفره لها فى محلول مغذ بمعدل ٣٧٥ ميكرومول/نبات، ووجد أن أكثر السلالات كفاءة أنتجت ١٤ مثل الوزن الجاف لأقل السلالات كفاءة. كما زادت نسبة كفاءة الكالسيوم (مجم مادة جافة/مجم كالسيوم بالنسيج النباتى) فى أعلى السلالات كفاءة بمقدار ثلاثة أمثال عما فى أقل السلالات كفاءة.

١٢- الكرفس:

قورن امتصاص وتوزيع البورون بين صنف الكرفس Emerson Pascal (المتحمل لنقص البورون) والسلالة S48-54-1 (غير المتحملة).

لم تلاحظ اختلافات جوهرية بين الصنف والسلالة فى أى من معدل امتصاص البورون أو معدل النمو النسبى، إلاّ أن توزيع البورون بين مختلف الأعضاء النباتية (الأوراق والسيقان والجذور) اختلف بينهما، حيث تراكم أكثر من ٦٣٪ من البورون الممتص فى النموات الخضرية فى Emerson Pascal، بينما لم تحدث زيادة فى تلك النسبة فى النموات الخضرية للسلالة S 48-54-1 عن ٤٥٪ (Bellaloui & Brown ١٩٩٨).

١٣- فول الصويا:

أنتج صنف فول الصويا Weber الذى يتميز بتحمله لنقص الحديد الذى يحدث فى الأراضى الجيرية التى أجرى فيها برنامج التربية (عن Devine ١٩٨٢).

١٤- الفاكهة:

أمكن انتخاب شتلات مقاومة للاصفرار Chlorsis (الناشئ عن عدم تيسر الحديد فى الأراضى القلوية) فى كل من التفاح والموالح والعنب. كما أنتجت أصول مقاومة للإصفرار للاستعمال مع بعض أنواع الفاكهة، ومنها العنب. كذلك أمكن انتخاب أصول متحملة لسمية البورون، كما فى أصل البرقوق President (عن Ponnamperuma ١٩٨٢، و Stushnoff & Quamme ١٩٨٣).

وراثة تحمل نقص العناصر المغذية وكفاءة – أو عدم كفاءة – استخدامها

أشرنا إلى وراثة القدرة على تحمل نقص العناصر الغذائية فى مختلف المحاصيل التى ورد بيانها تحت العنوان السابق، ونعرض هنا لمزيد من التفاصيل عن وراثة كفاءة — أو عدم كفاءة — امتصاص العناصر والاستفادة منها.

يتحكم فى وراثة كفاءة امتصاص العناصر والاستفادة منها، أو عدم الكفاءة — غالبًا — جين واحد كما يتضح من جدول (١٣-١).

ولقد وجد أن التحكم الوراثى فى كفاءة استخدام النحاس فى الراى يقع على الذراع الطويل للكروموسوم رقم ٥، وقد استخدمت تلك الصفة فى تربية القمح لتحسين خاصية كفاءة استخدام النحاس (Kant & Kafkafi ٢٠١١).

وأظهرت دراسة وراثية على كفاءة امتصاص الحديد فى فول الصويا أن صفة الكفاءة يتحكم فيها جين واحد سائد يؤثر فى القوة الاختزالية لسطح الجذر.

وفى الطماطم .. وجد أن كفاءة امتصاص الحديد تعتمد على جين واحد رئيسى — يشفر لتمثيل الـ nictoneamide — بالإضافة إلى مجموعة من الجينات الثانوية.

جدول (١٣–١): التحكم الوراثى فى مقاومة نقص العناصر (Singh ١٩٩٣).

الصفة	المحصول	التحكم الوراثى	ملاحظات
عدم كفاءة استخدام البورون	الطماطم	جين واحد متنح (btl)	يسبب سهولة تكسر الساق
	الكرفس	جين واحد متنح	—
كفاءة استخدام النحاس	الراى	الذراع الطويل للكروموسوم 5R	ترتبط بالحامل النورى الزغبى
كفاءة استخدام الحديد	فول الصويا	fe	توجد – كذلك – جينات ثانوية
	الطماطم	Fer	توجد – كذلك – جينات ثانوية
عدم كفاءة استخدام الحديد	الذرة	ys1	طفرة غير قادرة على استخدام أيون الحديد Fe^{3+}
كفاءة استخدام البوتاسيوم	القمح	Ku	يحفز امتصاص الكالسيوم من الأراضى الصودية
عدم كفاءة استخدام المغنيسيوم	الكرفس	جين واحد متنح	ربما يقلل من امتصاص العنصر
عدم كفاءة استخدام المنجنيز	الشعير	عديدة الجينات (؟) أو جين واحد سائد (؟)	—
كفاءة استخدام المنجنيز	الشعير	؟	طفرة
كفاءة استخدام الفوسفور	عدة محاصيل	كمية	غالبًا ذات علاقة بصفات جذرية
	الذرة	كروموسوم ٩	—
	الراى	ثلاثة كروموسومات	—
الحساسية لنقص الفوسفور	فول الصويا	np	—

وفى الفاصوليا تبين أن كفاءة امتصاص الحديد يتحكم فيها زوجان من الجينات التفاعل بينهما إضافى additive أكثر منه متمم لبعضهما البعض complementary.

وفى الأرز .. وجد أن كفاءة امتصاص الزنك يتحكم فيها تأثيرات الإضافة الجينية أكثر من تأثيرات السيادة (عن Ojo وآخرين ٢٠٠٧).

ويُستدل من عدة دراسات أجريت على الأرز – استخدمت فيها عشائر مختلفة – بهدف تحديد مواقع جينات كفاءة امتصاص الفوسفور – على وجود جين واحد

رئيسى على الكروموسوم ١٢، بالإضافة إلى جينات أخرى ثانوية على الكروموسومات ١، ٢، ٦، ٩، ١٠، ١٢ (عن Kochian وآخرين ٢٠٠٤).

هذا .. وليس من بين أهداف المربى إنتاج أصناف غير قادرة على تحمل النقص فى العناصر الغذائية فى التربة، ولكن تلك الحالات توجد كطفرات طبيعية، وقد تفيد دراستها فى إنتاج أصناف أكثر تحملاً لتلك الظروف، ومن أمثلة تلك الحالات- والتى سبقت الإشارة إلى بعضها فى جدول (١٣-١)، ما يلى:

١- يوجد فى إحدى سلالات فول الصويا جين متنح — أعطى الرمز fe — يتحكم فى ضعف كفاءة النبات فى الاستفادة من الحديد الميسر له، ويرجع ذلك إلى ضعف قدرة النباتات الأصيلة fefe على اختزال الحديديك Fe^{3+} إلى حديدوز Fe^{2+} على سطح الجذور، ولا يظهر تأثير هذا الجين إلاّ فى الجذور.

٢- وجد أن سلالة الطماطم T 3820 غير قادة على امتصاص ونقل الحديد بكميات تفى بحاجة النبات من هذا العنصر؛ حيث بلغ تركيز الحديد بها ربع التركيز الطبيعى، بالرغم من توفر العنصر للنبات. وقد تبين أن هذه الصفة يتحكم فيها جين واحد متنح أعطى الرمز fer (Brown وآخرون ١٩٧٢)، كما تبين من دراسات التطعيم أن التركيب الوراثى للأصل هو الذى يتحكم فى امتصاص الحديد.

وقد تميزت الطماطم العادية التى تحمل الجين السائد Fer بقدرة جذورها — تحت ظروف نقص الحديد — على إفراز أيون الأيدروجين، الذى يزيد اختزال أيون الحديديك إلى حديدوز على سطح الجذور، كما تميزت كذلك بزيادة محتوى جذورها من حامض الستريك (عن Devine ١٩٨٢).

٣- أوضح Brown & Jones (١٩٧١) أن نباتات نفس السلالة السابقة (T 3820) كانت — كذلك — غير قادرة على امتصاص ونقل البورون بكميات تفى بحاجة النبات من هذا العنصر؛ حيث كانت نباتات الطماطم صنف Rutgers أكفأ ١٥ مرة منها فى امتصاص العنصر.

كما اكتشف Wall & Andrus (١٩٦٢) طفرة أخرى شبه مميتة فى سلالة الطماطم T 3238 — أطلق عليها اسم الساق القابلة للكسر Brittle Stem — لا يمكنها نقل البورون داخل النبات. وقد تبين أن هذه الصفة يتحكم فيها جين واحد متنح أعطى الرمز btl.

٤- وجدت فى السورجم صفة عدم القدرة على تحمل نقص عنصر الحديد، وتبين أنها صفة كمية (عن Zaiter وآخرين ١٩٨٧).

٥- وجد من دراسة وراثية على أكثر وأقل أصناف البنجر حساسية لنقص البورون (بزراعة نباتات الآباء والجيلين الأول والثانى، والهجن الرجعية فى محلول مغذٍ يحتوى على بورون بتركيز ٠,٠٠١ جزءًا فى المليون) أن الحساسية لنقص البورون صفة بسيطة سائدة (Tehrani وآخرون ١٩٧١).

٦- وجدت صفة عدم القدرة على تحمل نقص عنصر المغنيسيوم فى صنف الكرفس Utah 10B (وغيره من الأصناف)، وتبين أنه يتحكم فيها جين واحد متنح أعطى الرمز mg. ويؤثر هذا الجين سلبيًا على امتصاص العنصر وانتقاله إلى النموات الخضرية (Pope & Munger ١٩٥٣أ).

٧- وجدت كذلك صفة عدم القدرة على تحمل نقص البورون فى سلالة الكرفس S 48-54-1، وتبين أنه يتحكم فيها جين متنح (Pope & Munger ١٩٥٣ب).

٨- وجدت أيضًا صفة عدم القدرة على تحمل نقص الحديد فى بعض سلالات الذرة، ويتحكم فى ذلك الجين المتنحى ys الذى يؤثر فى امتصاص الجذور للعنصر.

٩- يتحكم الجين np فى صفة عدم القدرة على تحمل نقص الفوسفور فى فول الصويا، وهو ذو سيادة غير تامة (عن Tal ١٩٨٤).

زيادة الكفاءة الوراثية فى الاستفادة من الأسمدة

يعد التسميد من أهم عمليات الخدمة الزراعية التى تعطى للمحاصيل الزراعية، كما أنه يشكل أحد بنود الإنفاق الرئيسية فى العملية الإنتاجية ولا يمكن جنى الثمار

الكاملة لتلك العملية ما لم تكن النباتات على درجة عالية من الكفاءة فى الاستفادة من الأسمدة المضافة؛ من حيث القدرة على امتصاص الجزء الأكبر منها من التربة، ونقلها إلى حيث تحتاج إليها وتمثيلها، وتجنب الأضرار التى قد تنشأ عن زيادتها فى التربة أو فى أنسجتها.

ومع ارتفاع تكلفة حصاد المحاصيل البستانية قام المربون بإنتاج أصناف تحصد آليًّا. وتتميز أصناف تلك المحاصيل – كما فى الطماطم مثلاً – بأنها تعطى نموًّا خضريًّا مندمجًا، وإزهارًا وإثمارًا كثيفين ومركزين ومحصولاً عاليًا ومبكرًا، فضلاً على أنها تزرع كثيفة؛ الأمر الذى يترتب عليه شدة حاجتها إلى العناصر الغذائية خلال فترة زمنية قصيرة؛ ولذا .. فإن أية زيادة فى كفاءة امتصاص واستخدام العناصر المغذية – وخاصة البوتاسيوم – فى هذه الأصناف يعد أمرًا مرغوبًا فيه.

كذلك تنمو نباتات الغابات – فى الظروف الطبيعية – ببطء شديد؛ الأمر الذى يجعلها تحصل على حاجتها من العناصر المغذية من التربة، بالرغم من فقر التربة فى تلك العناصر. ولكن .. مع الاتجاه إلى إدارة تلك الغابات لتعطى عائدًا أفضل .. فإن على المربى أن ينتخب سلالات من الأشجار تكون أقوى نموًّا وأكثر كفاءة فى الاستفادة من الأسمدة التى يمكن إضافتها فى ظل إدارة الإنسان لتلك الغابات (عن Epstein ١٩٧٢).

ومن أمثلة المحاصيل التى حدث فيها تقدم فى التربية فى مجال الاستجابة للتسميد المرتفع ما يلى:

١– القمح:

أمكن – بالتربية – إنتاج أصناف محسنة من القمح تستجيب للتسميد الآزوتى بدرجة عالية، مثل الصنف Sonora 64 الذى ازداد محصوله من ١٥٦٠ كجم/هكتار بدون تسميد آزوتى إلى ٦٤٧٠ كجم/هكتار عند التسميد بمعدل ١٦٠ كجم نيتروجينًا/هكتار؛ أى إن محصول القمح ازداد بمعدل ٣٠,٧ كجم/كجم من الآزوت المضاف بالتسميد.

كذلك استجاب صنف آخر محسن – هو Lerma Rojo 64 – بنفس الطريقة، ولكن على مستوى أقل قليلاً من الصنف السابق.

أما الأصناف التى كانت منتشرة فى الزراعة المحلية (بالمكسيك) – مثل C-306 – فلم تستجب لزيادة التسميد الآزوتى لأكثر من ٤٠ كجم من النيتروجين للهكتار؛ حيث أنتجت حوالى ٣٧٥٠ كجم للهكتار عند هذا المستوى من التسميد، ثم نقص محصولها بزيادة معدل التسميد عن ذلك.

٢- الأرز:

أنتجت فى معهد بحوث الأرز الدولى بالفلبين أصناف من الأرز أكثر استجابة للتسميد الآزوتى، مثل الصنف IR8؛ الذى ارتفع محصوله إلى ٩٤٧٧ كجم/هكتار عندما سُمِّد بمعدل ١٢٠ كجم نيتروجينًا للهكتار. وبالمقارنة .. فإن الصنف المحلى الفلبينى Peta أعطى أعلى محصول له – وهو حوالى ٥٢٠٠ كجم/هكتار عندما سُمِّد بنحو ٣٠ كجم آزوت للهكتار، ثم انخفض محصوله بزيادة التسميد الآزوتى عن ذلك إلى أن وصل المحصول ٢٥٠٠ كجم/هكتار عند مستوى آزوت ١٢٠ كجم/هكتار.

٣- السورجم:

أمكن كذلك – بالتربية – إنتاج أصناف محسنة من السورجم – تستجيب للتسميد الآزوتى من أمثلتها الصنف الذى بلغ محصوله نحو ٣٧٠٠ كجم/هكتار عندما سُمِّد بمعدل ١٦٠ كجم نيتروجينًا/هكتار. وبالمقارنة .. ارتفع محصول الصنف الهندى المحلى من ٨٠٠ إلى ١٤٠٠ كجم فقط للهكتار عند زيادة مستوى التسميد الآزوتى من صفر إلى ١٦٠ كجم/هكتار (عن The Rockefeller Foundation ١٩٦٦).

٤- القطن:

تتوفر اختلافات بين أصناف القطن فى قدرتها على الاستجابة للتسميد البوتاسى والاستفادة منه؛ فمثلاً .. وجد – عندما كان طلب الأزهار والثمار على البوتاسيوم عاليًا – أن امتصاص العنصر كان بمعدل ١٨٥ كجم/هكتار فى صنف القطن Acala 4-

42، مقارنة بنحو ١٦٤ كجم/هكتار فى الصنف Acala 1517-C، بالرغم من أن محصول بذور وشعر القطن كانا أعلى فى الصنف الأخير (عن Devine ١٩٨٢).

هذا .. وليس من بين أهداف المربى إنتاج أصناف غير قادرة على الاستفادة من الأسمدة التى تضاف إلى التربة، ولكن دراسة تلك الحالات قد تفيد المربى فى إنتاج أصناف أكثر استجابة للتسميد. وعلى سبيل المثال .. وجد فى فول الصويا جين ذو سيادة غير تامة — أُعطى الرمز Np — يتحكم فى الحساسية لزيادة التسميد الفوسفاتى؛ حيث كانت الأشكال المظهرية — لمختلف التراكيب الوراثية تحت ظروف التسميد الفوسفاتى الغزير — كما يلى:

Np Np: بدون أية أعراض، أو تلطخ بنى خفيف على النموات الخضرية.

Np np: يظهر تلطخ بنى خفيف إلى متوسط.

np np: يظهر تلطخ بنى شديد.

الهندسة الوراثية لتحمل نقص العناصر

تعد البطاطس من المحاصيل ذات الاحتياجات العالية من البوتاسيوم. وعلى الرغم من وجود تباينات بين أصناف البطاطس فى تحملها لنقص العنصر، فإن توفر تلك الصفة فى الأصناف التجارية الهامة مازال محدودًا.

ولقد وجد أن AtCIPK23 — وهو protein kinase يتحكم فى إنتاجه الجين LKS1 — ينظم امتصاص البوتاسيوم ويكسب الـ *Arabidopsis* قدرة على تحمل نقص العنصر. وبنقل هذا الجين إلى صنف البطاطس الصينى E3 أظهرت النباتات المحولة وراثيًّا — فى ظروف محدودية توفر البوتاسيوم — مستويات أقل من اصفرار الأوراق، ومعدلات أعلى لامتصاص البوتاسيوم، وزيادة فى الوزن الجاف للدرنات ومحتواها من البوتاسيوم، كما نمت النباتات بصورة جيدة مقارنة بما حدث فى نباتات الصنف الأصلى غير المحول وراثيًّا (Wang وآخرون ٢٠١١).

هذا وقد أُنتجت نباتات محولة وراثيًّا متحملة لنقص العناصر، مثل تحمل نقص

النحـاس فـى القمـح، والبـورون والفوسـفور والمنجنيـز فـى التبـغ (Kant & Kafkafi ٢٠١١).

تحديات الزراعة فى الأراضى القلوية

توجد كثير من المشاكل في الأراضي القلوية، فالـ pH قـد يـصل إلى ١٠,٥، والـ EC قـد يزيد عن ٤ ديسى سيمنز/م، والتربة قد تصبح صودية (ESP ≤ ٦,٠)، كما قـد يتراكـم فيهـا البورون، بالإضافة إلى تواجد الكربونات. وكل هذه العوامل تعنى ضعف الخصائص الفيزيائية للتربة، وعدم تيسر عديد من العناصر، فضلاً عن سمية البورون والصوديوم.

تنتشر الأراضى القلوية (pH > ٧,٠) فى معظم المنـاطق شـبه الجافـة والجافـة مـن العالم (التى يكون المعـدل الـسنوى لـسقوط الأمطـار فيهـا < ٥٠٠ مـم)، وتكـون معظـم أراضـيها جيريـة calcarosols (أو calcareous soils) وصـودية sodsols (أو sodic soils). ويـتم تنظـيم pH الأراضـى الجيريـة فـى حـدود ٧,٥–٨,٥ بتواجـد كربونـات الكالسيوم $CaCO_3$، بينما تزداد نسبة الصوديوم المتبادلة SEP فـى الأراضـى الـصودية إلى أكثر من ٦,٠. وتحتوى هذه الأراضى – عمومًا – على Na_2CO_3. وينتج عـن زيـادة درجة ذوبان الـ Na_2CO_3 – مقارنة بالـ $CaCO_3$ – زيادة انفصال (تحلل) أيونا الـ CO_3^{2-} والـ HCO_3^- فى الأراضى الصودية؛ مما يؤدى إلى رفع الـ pH إلى أكثر مـن ٨,٥ (Millar وآخرون ٢٠٠٧).

تعد اللوبيا من النباتات الحساسة لظروف التربة القلوية، حيث تعانى فى pH ٧,٥ – أو أعلى من ذلك – من أعراض نقص الحديـد والزنـك والمنجنيـز (الــ chlorosis)، ومن ضعف فى النمو وانخفاض فى المحصول. ومـن بـين الأصـناف المعروفـة بتحملـها للتربة القوية الصنف St. Croix، وجد أن السلالة PI 16142 تفوقت على هذا الـصنف فى المحصول فى ظروف تربة شديدة القلوية، وذلك مـن بـين ٢٤ سـلالة تم اختبارهـا (Goenaga وآخرون ٢٠١٠).

الانتخاب لتحمل الكربونات والبيكربونات فى القمح

أدت عقود من الانتخاب لسلالات قمح الخبز *Triticum aestivum* المتميزة محصولاً فى مناطق من أستراليا ذات تربة عالية المحتوى من الـ HCO_3^-/CO_3^{2-} إلى الانتخاب – عن غير قصد – لمستويات متوسطة من التحمل للـ HCO_3^-/CO_3^{2-} فى معظم الأصناف المحلية الأسترالية، وكان أكثرها تحملاً الصنف Krichauff.

أما الأقماع الصلدة durum (أو *T. urgidum* ssp. *durum*) فهى تنمو فى أستراليا – فى المناطق الأكثر أمطارًا عن تلك التى تنتشر فيها أقماح الخبز؛ وبذا فهى لم تتعرض لشدّ أيونا الـ HCO_3^-، و CO_3^{2-}، مما ترتب عليه انخفاض كبير فى تحملها لهما يقدر بنحو ٥٠٪ من تحمل أقماح الخبز. وقد أمكن بالتقييم والانتخاب التوصل إلى عدة سلالات من الأقماح الصلدة كانت أكثر تحملاً للـ HCO_3^-/CO_2^{2-} عن الصنف القياسى الأكثر انتشارًا Tamaroi (Millar وآخرون ٢٠٠٧).

التربية لتحمل زيادة البورون

من أبرز مشاكل التربية لتحمل التركيزات العالية من البورون أن الأراضى التى يتوفر فيها تركيزات سامة من العنصر غالبًا ما تكون عالية الملوحة كذلك؛ بما يعنى ضرورة التربية لتحمل الملوحة والبورن معًا. كذلك فإن الأراضى التى يرتفع محتواها من البورون غالبًا ما تكون فى المناطق الجافة التى تقل فيها الأمطار، وتؤدى زراعة الأصناف المتحملة للبورون فيها إلى سرعة استنزاف المحتوى الرطوبى للتربة بسبب زيادة النمو الخضرى الغزير لتلك الأصناف فيها (Reid ٢٠١٠).

ومن بين جهود التربية لتحمل زيادة البورون ما يلى:

- أمكن التعرف على أصناف متحملة للبورون من كل من القمح والشعير، وتبين أن صفة التحمل ترتبط بالتركيزات المنخفضة من البورون فى الأنسجة، وذلك فى عام ١٩٨٨.

• وفى عام ١٩٩٩ وضعت خريطة كروموسومية للأجزاء الكروموسومية ذات العلاقة بتحمل البورون فى الشعير، وعُرفت علاقة الموقع الجينى الرئيسى بانخفاض محتوى الأنسجة من البورون.

• تبين بعد ذلك – فى عام ٢٠٠٤ – أن الأساس الفسيولوجى لانخفاض تراكم البورون فى الأصناف المتحملة مرده إلى التدفق النشط للبورون من خلايا الجذر، وتم تحديد ناقلات تدفق البورون boron-efflux transporters.

• أعقب ذلك – فى عام ٢٠٠٧ – اكتشاف جينات تتحكم فى ناقلات تدفق البورون فى كل من الأرز والشعير والقمح والـ Arabidopsis.

• عُرف بعد ذلك – فى عام ٢٠٠٩ – جينات تتحكم فى تكوين ناقلات لتدفق البورون من السيتوبلازم symplast إلى الجدر الخلوية apoplast فى أوراق النباتات المتحملة للبورون.

هذا .. ويعتبر صنف القمح الجزائرى Sahara من أكثر الأصناف تحملاً للتركيزات العالية من البورون (Reid ٢٠١٠).

ولقد أمكن – فى عام ١٩٩٠ – التعرف على جين رئيسى يتحكم فى تحمل القمح لتراكم البورون فى التربة، ووجد أنه يقع على الكروموسوم 7BL. استخدم هذا الجين فى عديد من برامج التربية، ومازال هو المصدر الرئيسى لتحمل البورون. وقد تبع ذلك اكتشاف مصدر آخر لتحمل البورون فى القمح فى منتصف تسعينيات القرن الماضى (الصنف Lingzhi Baimong Badami من القمح الصلد durum)، وتبين احتواؤه على جينين يتحكمان فى تحمل البورون أحدهما يقع على الكروموسوم 7BL والآخر لم يتحدد موقعه (عن Millar وآخرين ٢٠٠٧).

كما اكتشف جين (Na149) خاص بخفض تراكم الصوديوم فى سلالة محلية (أسترالية) من القمح الصلد durum (وهو: *Triticum turgidum* ssp. *durum*)، ووجد أنه يقع على الكروموسوم 2A. أمكن نقل هذا الجين إلى سلالات تربية متميزة من

القمح الصلد بالتهجين الرجعى؛ مما أدى إلى خفض تراكم الصوديوم بها إلى مستويات مماثلة لما فى أقماح الخبز bread wheats (وهى *Triticum aestivum*) (Millar وآخرون ٢٠٠٧).

ووجد أن صفة تحمل التركيزات العالية من البورون فى لفت الزيت *Brassica rapa* كانت سائدة، ويتحكم فيها (عندما أخذت فى الاعتبار قياسات طول الجذر الأوّلى وتركيز البورون بالأنسجة) زوجان من الجينات الرئيسية يتفاعلان معًا بطريقة تفوق السيادة. وقد وجد أن الجذور الأولية لعائلات الجيل الثالث المنتخبة لصفة تحمل البورون كانت أكثر طولاً مما فى العائلات الحساسة (Kaur وآخرون ٢٠٠٨).

ودُرست وراثة تحمل البورون فى البسلة فى تلقيحات تضمنت الصنف متوسط التحمل Alma، والصنف الحساس Pennant، والأصناف المتحملة Pig 16، و SA 310، و SA132، وكان مقياس التحمل من عدمه هو مدى الضرر الذى يحدث بالأوراق. ولقد تبين من الانعزالات أن صفة تحمل البورون يتحكم فيها زوجان من الجينات الرئيسية ذات التأثير الإضافى والسيادة الجزئية عند كل موقع. كذلك تبين من تحليل العائلات المنتخبة المتحملة انخفاض محتوى أوراقها من البورون جوهريًّا عن محتوى أوراق العائلات الحساسة (Bagheri وآخرون ١٩٩٦).

الفصل الرابع عشر

زيادة كفاءة المعيشة التعاونية مع بكتيريا العقد الجذرية والميكوريزا

لما كانت المحاصيل غير البقولية لا يمكنها المعيشة تعاونيًّا مع بكتيريا العقد الجذرية، والمحاصيل البقولية تختلف فى مدى استفادتها من تلك المعيشة، وسلالات بكتيريا العقد الجذرية تتفاوت فى مدى قدرتها على تثبيت آزوت الهواء الجوى؛ لذا .. فإننا نستعرض — فى هذا الفصل — جهود التربية فى تلك المجالات، بالإضافة إلى جهود التربية لزيادة كفاءة المعيشة التعاونية بين مختلف النباتات والميكوريزا.

وغنى عن البيان أن بكتيريا العقد الجذرية توفر للنباتات آزوت الهواء الجوى، بينما تيسر الميكوريزا لها عديدًا من العناصر، وخاصة الفوسفور.

إن تربية النباتات لتحسين قدرتها على المعيشة التعاونية مع كل من بكتيريا تثبيت آزوت الهواء الجوى والميكوريزا mycorrhizae يفيد كثيرًا فى تحسين المحصول تحت مدى واسع من الظروف البيئية، ويُسهم فى استدامة النظام البيئى الزراعى، الذى يُستفاد فيه بصورة أفضل من التفاعلات بين كائنات التربة الدقيقة والنبات.

زيادة الكفاءة الوراثية للمعيشة التعاونية مع بكتيريا العقد الجذرية

تعيش بكتيريا تثبيت آزوت الهواء الجوى فى العقد الجذرية للبقوليات، وهى تتبع الجنس ريزوبيم *Rhizobium* الذى يوجد منه نحو ١٨ نوعًا متخصصًا على مختلف البقوليات، وقد يتعايش أكثر من نوع منها على محصول بقولى واحد، ونجد فى هذه الحالة اختلافًا بين تلك الأنواع فى مدى كفاءتها فى تثبيت آزوت الهواء الجوى.

كذلك تعرف سلالات من النوع البكتيرى الواحد تتفاوت فى مدى كفاءتها فى تثبيت آزوت الهواء الجوى.

كما تُعرف عديد من سلالات أنواع بقولية مختلفة غير قادرة على المعيشة تعاونيًّا مع بكتيريا العقد الجذرية. ويحدث ذلك لعدم قدرة البكتيريا على إصابة النبات البقولى؛ فلا تتكون أية عقد جذرية. ويتحكم فى هذه الصفة جينات متنحية. وقد تحدث الإصابة فى بعض السلالات البقولية، ولكنها لا تكتمل و تتكون العقد الجذرية؛ بسبب وجود عائق أمام أى من خطوات تلك العملية. ويتحكم فى هذه الصفة — فى مختلف البقوليات — جينات سائدة أو متنحية، وقد تتأثر بجينات محورة (عن Miller وآخرين ١٩٨٦).

هذا .. وتعرف ستة أجناس قادرة على تكوين عقد جذرية وساقية بالنباتات وتثبيت آزوت الهواء الجوى فى معيشة تعاونية مع النباتات، وهذه الأجناس هى:

Rhizobium	*Bradyrhizobium*	*Sinorhizobium*
Mesorhizobium	*Azorhyzobium*	*Allorhizobium*

وعادة — يستخدم الاسم rhizobium للإشارة إلى كل تلك الأجناس.

وقد استعرض Herridge وآخرون (١٩٩٤) طرق تقييم بقول المواسم الباردة للقدرة على تثبيت آزوت الهواء الجوى.

وراثة القدرة على المعيشة التعاونية مع بكتيريا العقد الجذرية

إن وراثة عملية تكوين العقد الجذرية فى البقوليات بسيطة نسبيًّا؛ فالجينات التى تتحكم فى عملية تكوين العقد بسيطة ومحدودة العدد. وأوضحت دراسات أجريت على طفرات من الفول كانت أقل قدرة أو عديمة القدرة على تكوين العقد الجذرية، وأخرى أكثر قدرة، أن الطفرات بنوعيها يتحكم فى كل منها جينات مفردة متنحية، إلا أن دراسات التطعيم أوضحت أن التركيب الوراثى للنمو الخضرى هو الذى يتحكم فى القدرة الفائقة على تكوين العقد، بينما يتحكم التركيب الوراثى للمجموع الجذرى فى عدم القدرة أو القدرة الضعيفة على تكوين العقد. ولقد وضحت خاصية تحكم التركيب الوراثى للنموات الخضرية فى التكوين الفائق للعقد الجذرية فى محاصيل أخرى، منها: فول

الصويا وفاصوليا المنج (*Vigna radiata*) والياقوتية hyacinth bean (وهى *Lablab purpureus*) (Rengel ٢٠٠٢).

ونتناول هذا الموضوع بالدراسة من خلال استعراضنا للتباينات الوراثية لتلك الصفة فى عدد من الأنواع النباتية كما يلى:

١- وجد أن أحد نباتات عشيرة عادية من البرسيم الأحمر Red Clover كانت خالية من العقد الجذرية، وتبين أن تلك الصفة يتحكم فيها عامل وراثى واحد متنحٍ مع عامل سيتوبلازمى، وكان هذا الجين مرتبطًا بجين آخر مسئول عن ضعف نمو النباتات واصفرارها.

٢- اكتشفت سلالة من فول الصويا غير قادرة على تكوين عقد جذرية وتبين أن هذه الصفة يتحكم فيها جين واحد متنح، ولم تكن مقاومة هذه السلالة للبكتيريا تامة؛ ففى بعض الظروف البيئية تمكنت بعض سلالات البكتيريا من تكوين عدد قليل من العقد الجذرية. وبإنتاج عديد من السلالات ذات الأصول الوراثية المتشابهة من أصناف فول الصويا التى تختلف فقط فى هذا الجين .. أمكن دراسة مدى تأثير عملية تثبيت آزوت الهواء الجوى على فول الصويا تحت ظروف الحقل.

٣- وجدت فى بعض أنواع البرسيم تباينات وراثية كثيرة فى موعد ظهور العقد الجذرية، علمًا بأن ظهورها مبكرًا يزيد من فرصة النبات من الاستفادة من الآزوت المثبت. ويستدل من الدراسات الوراثية على أن هذه الصفة كمية.

٤- تبين أن عديدًا من سلالات البسلة — التى تزرع فى الشرق الأوسط ووسط آسيا — تفشل فى تكوين عقد جذرية عند عدواها — فى أوروبا — بسلالات مختلفة من بكتيريا الجنس رايزوبيم. وتتوفر هذه الصفة فى الصنف الأفغانى Afghanstan، ويتحكم فيها جين واحد متنح. وتتمكن بكتيريا العقد الجذرية من إصابة الشعيرات الجذرية لهذا الصنف، ولكنها تكون انتفاخات صغيرة بدلاً من العقد الجذرية.

وفى الصنف الإيرانى Iran لا تتكون عقد جذرية فى حرارة ١٨-٢٠°م — وهو المجال المناسب لنمو البسلة — بينما تتكون لدى تعرض النباتات لحرارة ٢٦°م ولو

لأيام قليلة. ويتحكم فى هذه الخاصية جين آخر متنح غير الجين الموجود فى الصنف أفغانستان.

كذلك عرفت عديد من سلالات البسلة الأخرى، وخاصة من أفغانستان، تقاوم واحدًا أو أكثر من سلالات الرايزوبيم. وكانت صفة المقاومة للبكتيريا — فى جميع الحالات التى درست — يتحكم فيها جين واحد متنح.

وتتوفر اختلافات وراثية أيضًا فى عدد العقد الجذرية التى تتكون بالنبات، وهى صفة يتحكم فيها جين واحد. وبرغم أن محصول البسلة يتناسب طرديًّا مع عدد العقد الجذرية، إلاّ أن حجم العقد الكبير يمكن أن يعوض قلة عددها (عن Sneep & Hendriksen ١٩٧٩).

٤- اكتشف Duc & Picard (١٩٨٦) طفرة متنحية فى الفول الرومى، تجعل النبات غير قادر على المعيشة مع بكتيريا العقد الجذرية *R. leguminosarum* المتخصصة على الفول الرومى. تكون جذور هذه النباتات خالية تمامًا من العقد الجذرية التى تعيش فيها البكتيريا، ويمكن تمييزها بكون نباتاتها تبدو صفراء اللون بعد استكمالها لمرحلة نمو الورقة الحقيقية الثالثة.

٥- وجد فى اللوبيا أن التفاعل الجينى الإضافى كان أكثر أهمية من تفاعل السيادة، أو تفاعل التفوق بالنسبة لوراثة كل من صفتى: عدد العقد الجذرية بالنبات، ونشاط إنزيم النيتروجينيز nitrognese، بينما كان العكس صحيحًا بالنسبة لصفة وزن العقد الجذرية بالنبات. وكانت درجات التوريث — المقدرة على النطاق العريض — عالية نسبيًّا بالنسبة لصفتى عدد العقد (٠,٥٥) ونشاط إنزيم النيتروجينيز (٠,٦٢)، ومنخفضة بالنسبة لصفة وزن العقد الجذرية (٠,٣٩) (Miller وآخرون ١٩٨٦).

٦- وجد فى إحدى الدراسات على الفاصوليا أن الصنف Canyon كان أقلها قدرة على تثبيت الآزوت، بينما كان الصنف Viva Pink أكثرها قدرة؛ علمًا بأن الصنف الأخير يدخل فى خلفيته الوراثية السلالة المكسيكية P.I. 203958 ذات القدرة العالية

على تثبيت آزوت الهواء الجوى، وكان قد انتخب تحت ظروف استخدمت فيها مستويات منخفضة من الآزوت المضاف (Silberngael ١٩٨٦).

الأساس الفسيولوجى للتباين الوراثى فى القدرة على المعيشة التعاونية مع بكتيريا العقد الجذرية

إن بداية تكوين العقدة الجذرية قد يكون محدودًا بسبب عدم توفر كمية كافية من مستحثات الـ nod-gene (الجين nod المسئول عن تكوين العقدة) التى تنطلق من البذرة. ففى الفاصوليا .. وجد أن التراكيب الوراثية التى تختلف كميًا ونوعيًا فيما تطلقه بذورها من مركبات فلافونية تختلف فى قدرتها على تكوين العقد الجذرية، مع وجود علاقة إيجابية بين كمية الفلافونات وتكوين العقد. كذلك وجد الأمر ذاته فى البرسيم الحجازى. ويعنى ذلك إمكان تحسين قدرة البقوليات على تكوين العقد الجذرية بالانتخاب لزيادة إفرازاتها من الفلافونات flavonoids.

ولذا .. يبدو أن التعبير عن جينات nod فى عديد من الأنواع المثبتة لآزوت الهواء الجوى أثناء معيشتها التعاونية مع جذور النباتات قد يمكن زيادته بفعل عدد من المركبات الفلافونية، على الرغم من أن بعضها الآخر قد يثبط من تعبير جين الـ nod. كما تجدر الإشارة إلى أن عوامل Nod — خاصة فى *R. japonicum* — تزيد من إفراز جذور فول الصويا للفلافونات.

ونظرًا لأن الانتخاب لزيادة إفرازات الجذور من المركبات الكربونية يكون على حساب المحصول (الأمر الذى ثبت من حقيقة أن الانتخاب لزيادة المحصول أدى — تلقائيًا — إلى نقص إفرازات الجذور من المركبات الكربونية)، فإن المركبات المستهدفة لزيادة إفرازاتها يجب أن تقتصر — فقط — على ما لها صلة بالعلاقة التعاونية.

كذلك فإن طفرات الرايزوبيم (مثل طفرات Tn5 ذات الإنتاج المنخفض من الـ acidic exopolysaccharides، وطفرات Tn5 الخاصة بـ USDA257 *R. fredii* ذات القدرة

الأكبر على تكوين العقد الجذرية ... إلخ) تعد هامة فى تعرف آلية العلاقة التعاونية وتحديد المنتجات اللازمة لزيادة كفاءتها (Rengel ٢٠٠٢).

ولقد وجد — فى عديد من الحالات — أن عدم قدرة بكتيريا العقد الجذرية (من جنس رايزوبيم) على تكوين تلك العقد (فى سلالات معينة من النباتات البقولية) يرجع إلى مقاومة العائل لهذه البكتيريا. ولذا .. يفيد انتخاب سلالات أكثر ضراوة من البكتيريا — من مناطق مختلفة من العالم — ليمكنها إصابة جذور البقوليات المقاومة، وخاصة فى المناطق المستصلحة حديثًا.

وأوضحت دراسات التطعيم أن تكوّن العقد الجذرية يتحكم فيه الأصل من خلال قابليته للإصابة ببكتيريا العقد الجذرية. كذلك يتحكم الأصل فى عدد العقد الجذرية المتكونة. أما قوة نمو هذه العقد ووزنها الطازج فقد تأثر بالوزن الجاف والنشاط البنائى للطعم؛ حيث توقفا على كمية الغذاء المتوفرة بالأجزاء الهوائية للنبات (عن Miller وآخرين ١٩٨٧).

طفرات العقد الجذرية فى البقوليات

تُعرف فى البقوليات عديدًا من الطفرات المؤثرة فى القدرة على تكوين العقد الجذرية والقدرة على تثبيت آزوت الهواء الجوى، وتقسم تلك الطفرات إلى ثلاث فئات، كما يلى:

١– غياب العقد الجذرية (Nod^-).

٢– عقد غير قادرة على تثبيت النيتروجين (Fix^- و Nod^+).

٣– تكوين عدد كبير من العقد supernodulation مع تحمل نترات العقد nitrate tolerant nodulation (Nts و Nod^{++}).

وصفت تلك الطفرات فى كل من البسلة والفاصوليا وفول الصويا والحمص. وقد ذكر ما لا يقل عن ٣٢ طفرة مختلفة فى البسلة وحدها (عن Duc ١٩٩٥).

لقد أمكن التعرف على عديد من الطفرات التى لم تكن قادرة على تكوين العقد

الجذرية فى عديد من البقوليات، منها: البرسيم الحجازى، والبرسيم الأحمر، والبرسيم الأبيض، وفول الصويا، والحمص، والبسلة، واللوبيا، والفاصوليا. وقد وجدت أربعة جينات تتحكم فى استجابات تكوين العقد الجذرية فى فول الصويا، هى: Rj1، و Rj2، و Rj3، و Rj4، وأوضحت اختبارات الآليلية بين Rj1، و Rj2، و Rj4 أنها جينات مستقلة تمامًا.

وتتباين أصناف وسلالات مختلف البقوليات فى مدى قدرة جذورها على تكوين العقد الجذرية استجابة لإصابتهابكتيريا الرايزوبيم.

كذلك أمكن التعرف على طفرات فائقة فى تكوين العقد الجذرية فى عديد من البقوليات، منها البسلة، والفاصوليا، والحمص، وفول الصويا. ويتحكم — عادة — فى الصفة جين واحد إلى عدد قليل من الجينات. لكن — على الأقل فى فول الصويا — لم تكن تلك الطفرات الفائقة فى تكوين العقد فائقة — كذلك — فى تثبيت آزوت الهواء الجوى. هذا بالإضافة إلى أن النبات يستنفذ قدرًا كبيرًا من طاقته فى تكوين العقد الكبيرة الحجم؛ مما يؤثر سلبًا فى نموه. وقد ثبت ذلك فى طفرات فائقة فى تكوين العقد من الفاصوليا (Bliss ١٩٩٢).

الفول الرومى

أمكن بالمعاملة بالـ ethyl methanesulfonate فى الفول الرومى إنتاج ثلاث طفرات تكون عقد غير قادرة على تثبيت الآزوت ($Nod^{++}Fix^{-}$)، وطفرة غير قادرة على تكوين العقد (Nod^{-})، وطفرة تكوّن العقد بمقدار ٣–٥ أضعاف العدد العادى مع تحمل نترات العقد (Nts و Nod^{++})، ووجد أن جميع هذه الأشكال المظهرية يتحكم فيها جينات فردية متنحية مختلفة أعطيت الرموز sym1 إلى sym5. وقد أظهرت دراسات التطعيم أن الشكلين المظهرين (Nod^{+} Fix^{-})، و (Nod^{-}) يتحكم فيهما التركيب الوراثى للجذر، بينما يتحكم فى الشكل المظهرى (Nts و Nod^{++}) التركيب الوراثى للنمو الخضرى (Duc ١٩٩٥).

كما وُجد فى دراسة أجريت على بعض طفرات تكوين العقد الجذرية فى الفول الرومى أن طفرة عدم تكوين العقد فى السلالة I 40 يتحكم فيها جين واحد سائد أعطى الرمز Sym-2، بينما تحكم الجين المتنحى sym3 فى مقاومة تكوين العقد فى السلالة I 25، وكان Sym2 ذا تأثير متفوق على sym3 (Esser-Monning وآخرون ١٩٩٥).

البسلة

حُصل فى البسلة على طفرتين متنحيتين غير آليليتين أعطيتا الرمزين sym8، و sym9 كانتا غير قادرتين على تكوين العقد الجذرية، وذلك بعد معاملة بذور الصنف Sparkle بأشعة جاما. كانت هاتان الطفرتان قادرتين على النمو الطبيعى مثل الصنف الأصلى إذا ما زُوِّدتا بحاجتهما من النيتروجين. وقد أوضحت دراسات التطعيم أن صفة عدم القدرة على تكوين العقد يتحكم فيها التركيب الوراثى للجذور، وليس النموات الخضرية. وعلى الرغم من حث الطفرتين جينات nod فى بكتيريا الرايزوبيم، وتعلق البكتيريا بجذورها بأعداد مماثلة للأعداد بجذور الصنف الأصلى، فإن تهيئة ميرستيم العقد الجذرية للتكوين لم تحدث فيهما (Markwei & LaRue ١٩٩٢).

كما حُصلَ فى البسلة على طفرات (بمعاملة البذور بالـ ethyl methanesulfonate) كانت إما لا تكون عقدًا جذرية، وإما أنها تكونها بقلة. كانت الشعيرات الجذرية فى المجموعة الأولى من الطفرات مقاومة للإصابة ببكتيريا العقد الجذرية (*Rhizobium* spp.)، بينما حدثت الإصابة بالبكتيريا فى المجموعة الثانية، ولكن تكوين العقد أوقف أو كُبِحَ فى مرحلة مبكرة من تطورها (Sagan وآخرون ١٩٩٤).

كذلك حُصلَ على طفرات من البسلة كانت قادرة على تكوين عقد جذرية بكثافة عالية (Nod^{++})، وباختبارها فى ظروف عدم توفر النيتروجين أمكن انتخاب طفرات قادرة على تكوين العقد فى غياب النترات (Nod^{++} Nts). ولقد تبين أن جميع طفرات الـ Nod^{++} Nts يتحكم فيها جينات مفردة متنحية نتجت عن حدوث طفرات فى الموقعين الجينيين sym28، و sym29. ومن دراسات التطعيم ظهر أن الشكل المظهرى Nod^{++} Nts يتحكم

فيه التركيب الوراثى للنمو الخضرى فى الطفرات المتحصل عليها من صنف البسلة Frisson، بينما يتحكم التركيب الوراثى للجذور فى الشكل المظهرى ++Nod، وذلك فى الطفرات المتحصل عليها من صنف البسلة Rondo (Sagan & Duc ١٩٩٦).

الفاصوليا

تتباين أصناف وسلالات الفاصوليا فى عدد العقد الجذرية التى تكونها البكتيريا *Rhizobium leguminosarum* bv. *phaseoli* (السلالة Kim 5)، وكانت أكثرها تكوينًا للعقد — من بين تلك التى اختبرت — السلالتان Publa 152، و WBR22-34. وأمكن تحسين صفة عدد العقد الجذرية بالنبات بثلاث دورات من الانتخاب المتكرر. كذلك أمكن زيادة الوزن الكلى للعقد، ولكن رافق ذلك انخفاض فى وزن العقدة الواحدة. وقد استخلص من الدراسة أن زيادة العدد الكلى للعقد كان الأفضل لأجل زيادة القدرة على تثبيت آزوت الهواء الجوى (Pereira وآخرون ١٩٩٣).

كذلك وجدت تباينات كبيرة بين أصناف وسلالات الفاصوليا فى قدرتها على تثبيت آزوت الهواء الجوى، وكان أكثرها الصنف Caballero الذى بلغ محتواه من النيتروجين من الهواء الجوى ٥٦٪ من محتواه الكلى من النيتروجين، وكان قادرًا على تثبيت ٥٩، و ٨١ كجم N من الهواء الجوى للهكتار (٢٥، و ٣٤ كجم للفدان) فى عامى الدراسة، على التوالى (Manrique وآخرون ١٩٩٣).

وتتوفر فى الفاصوليا طفرات العقد الجذرية المتكونة جراء المعاملة بالـ ethyl methamsulfonate فى سلالات، كما يلى:

١- السلالة R32: وهى تكوِّن عقد جذرية بكثرة فائقة supernodulation، ومتحملة للنترات nitrate-tolerant (اختصارًا: NTSN)، ويتحكم فيها الجين nts.

٢- السلالة R69: وهى غير كفؤة فى تكوين العقد الجذرية ineffective nodulation (اختصارًا: IN) (تكون عقدها الجذرية قليلة العدد وصغيرة وبيضاء اللون)، ويتحكم فيها الجين nie.

٣- السلالة R99: وهى لا تكوّن عقدًا جذريــة non-nodulation (اختـصارًا: NN)، ويتحكم فيها الجين nnd-2).

٤- السلالة NOD125 (وهى NN) ويتحكم فيها الجين sym-1.

٥- السلالة NOD238 (وهى IN)، ويتحكم فيها الجين sym-2.

وقد حُصِلَ على السلالات الثلاث الأولى من الـ OAC Rico navy bean، بينما حُصِلَ على السلالتين الأخيرتين من سلالات CIAT.

وعندما أجريت تلقيحات بين سلالات المجموعتين الطفرتين تبين ما يلى:

١- كان تكوين العقد الجذرية فى جميع هجن الجيل الأول مماثلاً للطراز البرى (غير المطفر)؛ بما يفيد وجود تكامل وراثى.

٢- استدل من انعزالات الجيل الثانى على أن كلاً من sym-2، و nie، و sym-1، و nnd-2 جميعها متفوقة على nts، وأن sym-1، و nnd-2 متفوقتان على sym-2،و nie.

٣- كان الجين nie من R69 متفوقًا على الجين sym-2 من NOD238.

٤- كان كل من الجينين sym-2، و nie من NN – بين المصدرين – غير آليليين (Park & Buttery ١٩٩٧).

وقد أوضحت دراسات التطعيم أن صفتى عدم القدرة على تكوين العقد الجذرية وعدم كفاءة تكوين العقد يتحكم فيها التركيب الوراثى للجذور، بينما يتحكم فى صفة التكوين الفائق للعقد الجذرية التركيب الوراثى للنموات الخضرية (Buttery & Park ١٩٩٣).

ولقد أمكن إنتاج أصناف من الفاصوليا ذات قدرة محسنة على تثبيت آزوت الهواء الجوى وإنتاج محصول من البذور يصل إلى ١-٢ طن للهكتار (٤٢٠-٨٤٠ كجم للفدان) (Bliss ١٩٩٣).

انتخاب سلالات رايزوبيا أكثر قدرة على تثبيت آزوت الهواء الجوى

إن تحسين تثبيت آزوت الهواء الجوى يمكن أن يتحقق بانتخاب سلالات رايزوبيا

أكثر قدرة على عملية التثبيت، ولكن عملية الانتخاب تلك يجب أن تأخذ فى الحسبان — ليس فقد القدرة على تثبيت آزوت الهواء الجوى — وإنما كذلك قدرتها على منافسة الرايزوبيا المتواجدة طبيعيًّا والتى كثيراً ما تكون غير فعالة فى تثبيت الآزوت. ويجب على السلالات المنتخبة الأكثر قدرة على تثبيت الآزوت أن يمكنها احتلال أعلى نسبة من العقد الجذرية والمنافسة عليها.

إن الرايزوبيا المختلفة قد تتخصص على نوع نباتى واحد أو على عدد قليل من الأنواع، كما أن سلالات الرايزوبيا المختلفة من نفس النوع تتباين فى قدرتها على تثبيت آزوت الهواء الجوى فى النوع النباتى الواحد، وكل هذه التباينات صفات وراثية يمكن التأثير فيها بالانتخاب.

كذلك فإن عملية الانتخاب يجب أن تتضمن القدرة العالية على تثبيت آزوت الهواء الجوى فى وجود مستويات منخفضة أو متوسطة من النترات، وإلاّ فإن النترات التى تنتج من معدنة المادة العضوية قد لا تمتصها البقوليات، وقد تؤثر سلبًا على العلاقة التعاونية. هذا مع العلم بأنه توجد تباينات كثيرة بين التراكيب الوراثية للنباتات العائلة للرايزوبيا فى تحمل عملية تثبيت آزوت الهواء الجوى للنترات.

وقد حدث تقدم أيضًا فى انتخاب سلالات عالية الكفاءة من الرايزوبيم فى ظروف الحرارة المنخفضة، والجفاف، والغدق، والملوحة العالية، ونقص الفوسفور، وزيادة حموضة التربة، وسمية الألومنيوم والمنجنيز (Rengel ٢٠٠٢).

استخدامات الهندسة الوراثية فى مجال التربية لزيادة كفاءة المعيشة التعاونية

تأخذ دراسات الهندسة الوراثية فى مجال التربية لزيادة الاستفادة من بكتيريا الجنس رايزوبيم — التى تقوم بتثبيت آزوت الهواء الجوى فى جذور البقوليات — ثلاثة مسارات، كما يلى:

١- نقل الجينات المسئولة عن تثبيت آزوت الهواء الجوى من البكتيريا إلى النباتات مباشرة.

٢- نقل الجينات المسئولة عن تقبل النباتات البقولية للإصابة بالبكتيريا إلى نباتات أخرى غير بقولية.

٣- زيادة كفاءة البكتيريا فى تثبيت آزوت الهواء الجوى (عن Dodds ١٩٨٥).

ولكن لم يحدث تقدم كبير فى تلك المجالات.

ولمزيد من تفاصيل الدراسات المبكرة عن موضوع التربية لزيادة كفاءة المعيشة التعاونية مع بكتيريا العقد الجذرية .. يراجع كل من: Postgate (١٩٧٥)، و Giles (١٩٨٠).

زيادة الكفاءة الوراثية للمعيشة التعاونية مع الميكوريزا

تكوِّن عديد من الأنواع المحصولية معيشة تعاونية مع فطريات الميكوريزا التى تمدها بالفوسفور، والتى تكون فعالة فى هذا الأمر حينما تكون التربة مثبتة لهذا العنصر (حيث لا تستفيد النباتات من أكثر من ١٠٪-٢٠٪ من السماد الفوسفاتى المضاف فى موسم الزراعة)، وحينما تكون التربة فقيرة أصلاً فى العنصر مع ندرة التسميد الفوسفاتى. وبينما لا تفيد العلاقة التعاونية مع الميكوريزا فى مد النباتات بالفوسفور عند توفره فى التربة، فإن النباتات لا تكون بحاجة لتلك العلاقة فى مثل هذه الظروف. أما الميكوريزا فإن هيفاتها يقل سمكها كثيرًا عن الجذور وتكوِّن قدرًا أكبر من تدرج تركيز الفوسفور بين التربة وسطح الهيفات؛ مما يسمح بحركة كبيرة للفوسفور باتجاه الهيفات؛ ومن ثم امتصاصها له عبر الأغشية البروتوبلازمية.

هذا .. وتتوفر تباينات وراثية فى قدرة الميكوريزا على استعمار جذور مختلف العوائل النباتية. وجد ذلك - على سبيل المثال - فى حالتى الفلفل والطماطم. كذلك توجد اختلافات واسعة بين عشائر الميكوريزا فى كثافة نمو غزلها الفطرى؛ ومن ثم فى قدرتها التنافسية. كذلك فإن للتركيب الوراثى للفطر أهمية بالنسبة لتحديد درجة تخصصه العائلى (Rengel ٢٠٠٢).

ولقد وجدت كثيرًا من الطفرات النباتية المقاومة لاستعمار الميكوريزا لها، كانت جميعها بسيطة ومتنحية (Myc^-). ويبدو أن الآليل الطبيعى السائد (Myc^+) ربما يتحكم فى إنتاج مركب نباتى مسئول عن قابلية النبات للإصابة بالميكوريزا. وبغير عامل القابلية للإصابة هذا، فإن خلايا جذور الطفرات تكون ذات جدر سميكة ومدعمة ومحملة بجزيئات دفاعية؛ مما يمنع استعمال الميكوريزا لها.

ومن الخطورة محاولة تحفيز العلاقة التعاونية مع الميكوريزا بالحد من استجابات النبات الدفاعية، لأن ذلك يؤدى — غالبًا — إلى زيادة قابلية النباتات للإصابة بمسببات الأمراض، على الرغم من أن ذلك لم يلاحظ حتى الآن — ربما لخصوصية العلاقة بين النباتات والميكوريزا.

ولقد وجد — على الأقل فى البسلة — أن طفرات الـ Myc^- هى ذاتها طفرات الـ Nod^-، بما يعنى تشابه آليات المعيشة التعاونية بين البسلة وكل من الميكوريزا وبكتيريا العقد الجذرية، وأن الانتخاب لتحسين إحدى العلاقتين قد يؤدى إلى تحسين الأخرى كذلك.

وفى القمح .. تتباين التراكيب الوراثية فى مدى قدرتها على التجاوب مع استعمار فطريات الميكوريزا لجذورها، مع تباين استجابات كمية المحصول بين الموجب والسالب مرورًا بالصفر. وفى الأقماح الصلدة (durum) والشعير لم يلاحظ وجود علاقة بين كثافة استعمار الجذور بالميكوريزا — فى مختلف التراكيب الوراثية — ومدى استفادة المحصول من ذلك الاستعمار، حيث تتفاوت التراكيب الوراثية فى مدى اعتمادها على الميكوريزا (Rengel ٢٠٠٢).

وحُصل فى البسلة على بعض الطفرات المتنحية غير الآليلية التى اشتركت فى عدم قدرتها على تكوين العقد الجذرية (nod^-) وفى وقفها للإصابة بكل من فطرى الميكوريزا *Glomus intradices*، و *G. mosseae* فى مرحلة مبكرة بعد تكوين الممصات appressoria مباشرة (Myc^-)؛ الأمر الذى يوحى بوجود تأثير متعدد لتلك الجينات،

وتتشابه بعض خطوات المعيشة التعاونية بين النبات وكل من بكتيريا العقد الجذرية وفطريات الميكوريزا (Gianinazzi-Pearson وآخرون ١٩٩١).

وأوضحت دراسات التطعيم فى البسلة أن التركيب الوراثى للجذور – وليس النموات الخضرية – هو الذى يتحكم فى تفاعل عدم توافق البسلة مع فطريات الميكوريزا فى الطفرات التى لا يوجد بها توافق والتى لا يمكنها دعم استعمار الميكوريزا لجذورها (Vierheilig & Piché ١٩٩٦).

كما اكتشفت فى الطماطم طفرة يقل فيها استعمار الميكوريزا للجذور reduced VA mycorrhizal colonization (أعطيت الرمز: rmc) وفيها يقل كثيرًا تواجد الميسيليم السطحى لكل من *Glomus mosseae*، و *Gigaspora margarita* على الجذور (وخاصة الفطر الأول)، مع انعدام التواجد الداخلى للميسيليم الفطرى بها (Barker وآخرون ١٩٩٨).

الفصل الخامس عشر

تحمل ملوثات الهواء والتربة

أولاً: تحمل ملوثات الهواء الجوى

يتلوث الهواء الجوى فى بعض المناطق ببعض المركبات التى تضر بالمزروعات. ومن أوسع هذه المركبات انتشارًا وأكثرها ضررًا: غاز ثانى أكسيد الكربون، والأوزون، وبدرجة أقل غازات وأبخرة الكلور، والأمونيا، وحامض الأيدروكلوريك، وبعض الغازات الأخرى الأقل أهمية: مثل الفلوريد، والإثيلين، وثانى أكسيد النيتروجين.

وقد قُدِّر أن هناك ما يقرب من ١٢٥ مليون طن من ملوثات الهواء تنطلق سنويًّا فى أجواء الولايات المتحدة الأمريكية. وتشمل هذه الملوثات: أول أكسيد الكربون بنسبة ٥٢٪، وأكاسيد الكبريت بنسبة ١٨٪، والهيدروكربونات بنسبة ١٢٪، وجزيئات مكونة للدخان بنسبة ١٠٪، وأكاسيد نيتروجين بنسبة ٦٪. ويرجع نحو ٦٠٪ من هذه الملوثات إلى وسائل النقل، وخاصة السيارات، و ١٩٪ للصناعة، و ١٢٪ لمحطات توليد الطاقة، و ٩٪ لأعمال التدفئة وحرق المخلفات (جانيك ١٩٨٥). ويكثر الإثيلين بالقرب من المناطق الصناعية، وغاز الفلور بالقرب من مصانع الألومنيوم والزجاج والسوبر فوسفات.

تختلف الأنواع النباتية كثيرًا فى مدى حساسيتها لمختلف ملوثات الهواء. ويبين جدول (١٥-١) هذا التباين بالنسبة لمحاصيل الخضر. يفيد التقسيم المبين فى الجدول فى اختيار الأنواع المحصولية المناسبة للزراعة فى المناطق التى يزيد فيها تركيز تلك الملوثات، كما يفيد المربى فى تعرف الأنواع الحساسة التى تحتاج إلى توجيه الجهود إليها؛ لإنتاج أصناف منها تكون أكثر قدرة على تحمل تلك الملوثات.

جدول (١٥-١): تقسيم محاصيل الخضر حسب حساسيتها للمركبات التى تلوث الهواء الجوى.

المركب	الخضروات: حساسة	متوسطة	قادرة على التحمل
الأوزون	الفاصوليا - البروكولى - البصل - البطاطس - الفجل - السبانخ - الذرة السكرية - الطماطم - القاوون	الجزر - الهندباء - البقدونس - الجذر الأبيض - اللفت	البنجر - الخيار - الخس
ثانى أكسيد الكبريت	الفاصوليا - البنجر - البروكولى - كرنب بروكسل - الجزر - الهندباء - الخس - البامية - الفلفل - القرع - العسلى - الفجل - الروربارب - السبانخ - الكوسة - البطاطا - السلق السويسرى - اللفت	الكرنب - البسلة - الطماطم	الخيار - البصل - الذرة السكرية - الكرفس
الفلور	الذرة السكرية		الأسبرجس - الكوسة - الطماطم
PAN	الفاصوليا - البنجر - الكرفس - الجزر - الهندباء - الخس - المسترد - الفلفل - السبانخ - الذرة السكرية - السلق السويسرى - الطماطم	الجزر	البروكولى - الكرنب - القنبيط - الخيار - البصل - الفجل - الكوسة
الإثيلين	الفاصوليا - الخيار - البسلة - اللوبيا - الجزر - الكوسة - البطاطا - الطماطم	الجزر - الكوسة	البنجر - الكرنب - الهندباء - البصل - الفجل
الكلور	المسترد - البصل - الفجل - الذرة السكرية	الفاصوليا - الخيار - اللوبيا - الكوسة - الطماطم	الباذنجان - الفلفل
الأمونيا	المسترد		الطماطم

الأضرار التى تسببها ملوثات الهواء للمحاصيل الزراعية

أضرار الأوزون

يتكون الأوزون — أساسًا — نتيجة لتأثير الأشعة فوق البنفسجية على أكاسيد النيتروجين فى وجود الأكسجين وهيدروكربونات قابلة للتفاعل، والتى تنتج — أساسًا — من حالات الاحتراق غير التام؛ مثل عادم السيارات.

تُحْدِث تركيزات منخفضة من الأوزون — تتراوح من ٠,٠٥–٠,١٢ حجمًا فى المليون — لمدة ساعتين إلى أربع ساعات — أضرارًا كبيرة لمعظم الأصناف الحساسة من بعض المحاصيل الزراعية. ويتواجد هذا التركيز — بالفعل — صيفًا فى أجواء بعض المناطق من العالم، وفى بعض أجزاء من الولايات المتحدة.

إن الأعراض العادية للإصابة بالأوزون Ozone (O_3) هى ظهور بقع صغيرة غير منتظمة الشكل، لونها بنى داكن يميل إلى السواد، أو رصاصى فاتح يميل إلى البياض على السطح العلوى للأوراق. وتعد الأوراق الصغيرة جدًّا والمسنة قادرة على تحمل الأوزون، بينما تعد الأوراق التى أكملت نموها حديثًا شديدة الحساسية. وتظهر الإصابة غالبًا على قمة الورقة، وعلى امتداد حافتها. ومع اشتداد الإصابة قد تمتد الأعراض إلى السطح السفلى للورقة.

تعد الفاصوليا من أكثر المحاصيل حساسية وتضررًا من هذا الغاز؛ حيث قدر متوسط الانخفاض فى محصول الأصناف الحساسة من جراء التعرض لتركيز ٠,٠٤–٠,٠٦ حجمًا فى المليون من الغاز لمدة ٧ ساعات يوميًّا بنحو ١٠٪–٢٦٪. كما يُحدث التعرض للغاز نقصًا فى معدل النمو النسبى للنباتات، ومعدل النمو المطلق، وإنتاج القرون، وتكوين العقد البكتيرية، ومحتوى النباتات من النيتروجين (عن Mersie وآخرين ١٩٩٠).

أضرار ثانى أكسيد الكبريت

يكثر غاز ثانى أكسيد الكبريت SO_2 فى المناطق الصناعية؛ حيث يتصاعد مع أبخرة المصانع، ويتحد الغاز مع بخار الماء فى الجو، مكونًا حامض الكبريتيك، الذى يتساقط

بعد ذلك على صورة أمطار حامضية. وعندما يلامس الحامض أوراق النباتات، فإنه يعمل على أكسدتها، محدثًا فقدًا واضحًا فى الكلوروفيل.

هذا .. وتتأثر الأنواع الحساسة للغاز بتركيز ٠,٠٥–٠,٥ جزءًا فى المليون، ويحدث الضرر خلال ٨ ساعات من التعرض لهذا التركيز. وتقل الفترة التى يحدث خلالها الضرر مع زيادة التركيز؛ فيحدث الضرر فى خلال ٣ دقائق إذا كان تركيز الغاز ١–٤ أجزاء فى المليون. أما الأصناف والأنواع المقاومة ،فلا يحدث أى ضرر بها إلا إذا تعرضت لتركيزات أكبر، مثل جزأين فى المليون لمدة ٨ ساعات، أو ١٠ أجزاء فى المليون لمدة ٣٠ دقيقة.

وعندما يكون تركيز الغاز أقل من المستويات المذكورة، فإن النبات يكون قادرًا على تحويل الغاز إلى مركبات أخرى غير ضارة به. هذا .. وتظهر أضرار الغاز فى تركيزات أقل فى حالة وجود ملوثات أخرى بالهواء الجوى؛ مثل ثانى أكسيد النيتروجين (Mudd ١٩٧٥).

يُحدث ثانى أكسيد الكبريت نوعين من الأعراض: حادة acute، ومزمنة Chronic. وتتميز الأعراض الحادة بظهور أنسجة ميتة بين العروق، أو على حواف الورقة. وقد تفقد المناطق الميتة لونها، أو تصبح عاجية، أو رصاصية، أو برتقالية، أو حمراء، أو بنية محمرة، أو بنية. ويتوقف ذلك على النوع النباتى والظروف الجوية. أما الإصابة المزمنة، فتتميز بظهور مناطق بلون بنى محمر، أو بيضاء على نصل الورقة. هذا .. ونادرًا ما تظهر أعراض الإصابة على الأوراق الحديثة، بينما تكون الأوراق الكاملة النمو شديدة الحساسية.

أضرار نترات البيروكسى أسيتيل

تنتج نترات البيروكسى أسيتيل Peroxyacetyl nitrate (اختصارًا: PAN) – مثل الأوزون – نتيجة لتأثير الأشعة فوق البنفسجية على أكاسيد النيتروجين فى وجود الأكسجين والمركبات الهيدروكربونية القابلة للتفاعل التى توجد فى عادم السيارات

وغيره من نواتج الاحتراق غير الكامل. وهى تؤثر فى النباتات فى تركيزات منخفضة تصل إلى أجزاء فى البليون.

تؤثر نترات البيروكسى أسيتيل على السطح السفلى للأوراق التى أكملت نموها حديثًا، مسببة اكتسابها للون البرونزى أو الفضى فى المناطق الحساسة. وتصبح قمة أوراق النباتات العريضة الأوراق حساسة للـ RAN بعد ظهور الورقة بنحو خمسة أيام. ولا يزيد عدد الأوراق الحساسة على الساق عن أربع أوراق فى الوقت الواحد، نظرًا لأن سمية PAN تحدث والأنسجة فى مرحلة معينة من التكوين، ولا تصبح كل أنسجة الورقة حساسة إلاّ إذا استمر تعرضها للمركب.

أضرار الكلور

تكون أعراض الإصابة بالكلور Chlorine — عادة — حادة، وتشبه أعراض الإصابة بثانى أكسيد الكبريت؛ فتظهر متحللة وبيضاء بالنموات الخضرية. ويكون التحلل على حواف الأوراق فى بعض الأنواع، ومنتشرًا بنصل الورقة فى أنواع أخرى.

أضرار الأمونيا

تحدث الأضرار الحقلية بالأمونيا فى صورة تغيرات فى لون الصبغات النباتية بالأنسجة الخارجية. وقد تصبح الأوراق الخارجية الجافة فى البصل الأحمر مخضرة أو سوداء، وفى البصل الأصفر والبنى بلون بنى داكن.

أضرار حامض الأيدروكلوريك

تظهر الأضرار الحادة لغاز حامض الأيدروكلوريك (HCl) فى شكل فقدان اللون بالأنسجة، كما يظهر احتراق بحواف أوراق الخس، والهندباء، والشيكوريا، ويمتد — تدريجيًا داخل الورقة التى سرعان ما تجف، بينما يظهر لون برونزى بين العروق فى ورقة الطماطم.

ولمزيد من تفاصيل الدراسات المبكرة الخاصة بالمركبات التى تلوث الهواء الجوى

وأضرارها على النباتات بوجه عام يراجع Heggestad & Heck (١٩٧١)، و Mudd & Kozlowski (١٩٧٥)، و Ormrod وآخرون (١٩٧٦).

دور الانتخاب الطبيعى فى تحمل النباتات لملوثات الهواء

نظرًا لأن جميع ملوثات الهواء التى تعانى منها النباتات – حاليًا – تعد حديثة نسبيًا، ولم يسبق للنباتات أن تعرضت لها من قبل؛ لذا .. لم يكن للانتخاب الطبيعى أى دور فى الإبقاء على أية طفرات ربما تكون قد ظهرت من قبل وتميزت بتحملها لأى من هذه الملوثات. ويعنى ذلك أن مثل هذه الطفرات – إن كانت قد ظهرت فيما مضى – لم يكن من الممكن انتخابها طبيعيًا لغياب العامل الانتخابى. والأغلب أن معظم هذه الطفرات قد تعرضت للاندثار، إلا أن بعضها ربما استمر تواجده قدرًا. وربما استفادت برامج التربية الحديثة – التى أجريت فى المناطق التى يزداد فيها تركيز ملوثات الهواء – دون وعى – من تلك الاختلافات الوراثية؛ فكانت الأصناف التى أفرزتها تلك البرامج – التى لم تهدف إلى تحمل ملوثات الهواء – أكثر تحملاً لتلك الملوثات من الأصناف التى أنتجت من قبل (قبل زيادة التلوث الجوى)، أو التى أنتجت فى مناطق أخرى ينخفض فيها التلوث.

طرق التقييم لتحمل الأوزون

تتبع الطرق التالية فى تقييم النباتات لتحمل الأوزون:

١- التقييم الحقلى:

أُنتجت – دون قصد – عديد من الأصناف المحسنة التى تتحمل الأوزون من مختلف المحاصيل الزراعية، لمجرد أن برامج التربية التى أفرزت تلك الأصناف أجريت فى مناطق يرتفع فيها تركيز الغاز، كما حدث فى مركز بحوث وزارة الزراعة الأمريكية فى بلتسفيل بولاية ميرلاند. ومن أمثلة تلك الأصناف: صنف البرسيم الحجازى Team، وأصناف البطاطس Kennebec، و Pungo، و Katahdin، التى لم يتأثر محصولها عند زراعتها فى حجرات نمو ذات هواء مرشح خال من الأوزون، بينما

ازداد محصول أصناف أخرى من البطاطس حساسة للغاز (مثل Norchip، و Haig، و La Chipper) تحت نفس الظروف، وهى أصناف نتجت من برامج تربية أجريت فى مناطق ينخفض فيها تركيز الغاز.

كذلك كان صنف الفاصوليا الجافة California Small White 59 — الذى أنتج فى كاليفورنيا — أكثر تحملاً للأوزون عن أصناف أخرى تزرع عادة فى ولاية متشيجان. كما كانت أصناف القطن التى أنتجت فى وادى سان واكيم فى كاليفورنيا — مثل الصنف Acala Sj-1 — أكثر تحملاً للأوزون من أصناف نشأت فى ولايات أو فى مناطق أخرى لا تعانى التلوث بالأوزون (عن Reinert وآخرين ١٩٧٩).

يتبين مما تقدم أن الاختبارات الحقلية فى المناطق التى يزيد فيها تركيز الأوزون تعد وسيلة فعالة لانتخاب النباتات التى تتحمل الغاز.

٢- اختبارات حجرات النمو:

أجريت عديد من اختبارات التقييم لتحمل الغاز فى ظروف حجرات النمو التى يتم التحكم فيها؛ حيث يتم تعريض النباتات لتركيزات عالية من الغاز لعدة ساعات، ثم يقدر الضرر الحادث للنموات الخضرية. ويكون دليل الضرر — عادة — هو نسبة الجزء المصاب من كل ورقة.

ويتعين فى هذه الاختبارات أن تكون الظروف البيئية وتركيز الغاز مقاربة لما تكون عليه الحال فى الظروف الطبيعية. كما يجب تحديد فترة مناسبة للتعريض للغاز، ويتعين أخذ كافة العوامل الأخرى المؤثرة على حساسية النباتات فى الحسبان؛ مثل: عمر النبات، ودرجة النضج، والوقت من اليوم (لعلاقة ذلك بانفتاح الثغور وانغلاقها)، وحالة التغذية بالعناصر التى يحتاج إليها النبات، كما يلى:

أ- عمر النبات:

تتأثر حساسية النباتات للأوزون بمرحلة النمو النباتى ومعدله. فمثلاً .. تكون الفاصوليا الجافة أكثر حساسية للغاز بعد وصول النباتات إلى مرحلة الإزهار التام. ففى تلك الأثناء ..

يتوقف تكوين أوراق جديدة، ويعاد توزيع المواد الكربوهيدراتية – من النموات الخضرية – إلى الأعضاء التكاثرية. وقد وجد أن الفاصوليا تكون أكثر حساسية لكل من الأوزون وأكسيد الكبريت ابتداء من مرحلة الإزهار التام إلى مرحلة اكتمال الإثمار؛ أما قبل ذلك . فقد أبدت النباتات درجات مختلفة من القدرة على تحمل الغازين.

وفي دراسة على ستة أصناف من الطماطم اختلفت حساسيتها للأوزون وهي بعمر ٢، و ٤، و ٦ أسابيع، ولكن الترتيب النسبي للأصناف – من حيث استجابتها للغاز – ظل ثابتًا.

ب- عمر الورقة:

وجد في القطن – على سبيل المثال – أن حساسية الأوراق للأوزون تكون أعلى ما يمكن عندما تصل إلى نحو ٧٥٪ من نموها الطبيعي، ثم تقل حساسيتها للغاز تدريجيًا بعد ذلك.

جـ – الوقت من اليوم:

كانت أوراق التبغ حساسة للأوزون بعد ٤ ساعات من التعرض للضوء، ثم انخفضت حساسيتها للغاز – تدريجيًا – بعد ٦ ساعات من التعرض للضوء (عن Reinert وآخرين ١٩٧٩).

جهود التربية لتحمل ملوثات الهواء

حظيت بعض النباتات المزروعة، وخاصة التبغ والبيتونيا وبعض محاصيل الخضر مثل الطماطم والذرة السكرية والفاصوليا والبطاطس بكثير من الاهتمام لأجل إنتاج أصناف أكثر تحملاً لمختلف ملوثات الهواء، وخاصة الأوزون الذي يعد من أهم تلك الملوثات. ونستعرض – فيما يلي – الجهود التي بذلت في تربية بعض هذه المحاصيل.

١- الطماطم:

قيم Gentile وآخرون (١٩٧١) عددًا من أصناف وسلالات الطماطم والأنواع البرية

القريبة، ووجدوا أن النوع *L. pimpinellifolium* أكثرها حساسية، والنوع *L. esculentum* أقلها حساسية للأوزون. وكانت أكثر سلالات وأصناف الطماطم تحملاً لهذا الغاز هي P.I.203229، و P.I.247089، و P.I.304234، و P.I.309915، و VFN8.

كذلك اختبر Reinert وآخرون (١٩٧٢) مقاومة ١٢ صنفًا من الطماطم للأوزون، ووجدو أنه حينما تعرضت النباتات للغاز في المساء كان الضرر أكبر منه في الصباح، وكانت أكثر الأصناف حساسية Roma VF و Red Cherry، وأقلها حساسية (أي أقلها تضررًا من الغاز) هي VF 145B، و Heinz 1439. كذلك اختبرت ١٢٠٠ سلالة من الطماطم ومجموعة من الأصناف التجارية، وتبين أن أكثرها تحملاً للغاز هي: P.I.109835، و P.I.1247136، و P.I.285663، و P.I.303792، و New Yorker، و Heniz 1439.

٢- الخيار:

تتوفر اختلافات وراثية بين أصناف وسلالات الخيار في قدرتها على تحمل التركيزات العالية – نسبيًّا – من ثاني أكسيد الكبريت في الهواء الجوي. وقد توصل Bressan وآخرون (١٩٨١) – من التلقيح بين الصنف المقاوم National Picking والصنف الحساس Chipper – إلى أن القدرة على تحمل التلوث بغاز ثاني أكسيد الكبريت يتحكم فيها جين واحد سائد.

٣- البطيخ:

تختلط أعراض أضرار الحساسية للأوزون في البطيخ مع أعراض تحدثها مسببات أخرى، مثل نقص العناصر، وشدّ الجفاف، وأضرار الحشرات، وبعض الأمراض. ولقد وجد أن بعض المبيدات الفطرية – مثل – البينوميل benomyl – يمكنها خفض شدة أضرار الأوزون، لكن لم يسجل – بعد – استعمال هذا المبيد لذلك الغرض.

وبتقييم ٩٣ صنفًا وسلالة تربية (يعرفان معًا باسم cultigens) – منها تركيب وراثي واحد رباعي، و ٤٢ ثنائي، ٥٠ ثلاثي المجموعة الكروموسومية – ظهرت الأعراض

عليها جميعًا، ولكن بدرجات متفاوتة، وكانت شدة الإصابة أقل — بصورة عامة — فى البطيخ الثلاثى مما فى الثنائى. هذا .. مع العلم بأن متوسط تركيز الأوزون فى الهواء الجوى كان ٥٨، و ٥٢ جزء فى البليون فى عامى الدراسة. وعمومًا .. ارتبط مستوى ضرر الأوزون سلبيًّا بانتظام مع متوسط عدد الأيام من الشتل إلى الحصاد (Holmes & Schultheis ٢٠٠٣).

٤- الفاصوليا:

تتوفر اختلافات وراثية كبيرة بين أصناف وسلالات الفاصوليا فى تحملها لغاز الأوزون. فعلى سبيل المثال .. قيم عديد من أصناف وسلالات الفاصوليا لمقاومة الأوزون — تحت الظروف الحقلية لمدينتى Beltsville، و Salisbury بولاية ميرلاند الأمريكية؛ حيث يزادا فيهما تركيز الغاز بدرجة كبيرة — ووجد أن أصنافًا كثيرة منها كانت مقاومة للغاز، لدرجة أنه اقترح عدم جدوى التربية لمقاومة الأوزون فى الفاصوليا. ومع ذلك .. فقد نصح باختيار — سلالات الفاصوليا الجديدة فى تلك المنطقتين قبل إكثارها للإنتاج التجارى (عن Lewis & Christiansen ١٩٨١).

وفى دراسة أخرى .. قيم Mersie وآخرون (١٩٩٠) ٤١٠ أصناف وسلالة من الفاصوليا تحت ظروف حجرات النمو؛ حيث عرضوا بادرات الفاصوليا الصغيرة لتركيز ٠,٦ حجمًا فى المليون لمدة ساعتين، وقاموا بقياس الضرر الذى حدث للأوراق. ووجد الباحثون أن ١٧ صنفًا وسلالة منها كانت غير حساسة لغاز، و ٣٧٠ كانت حساسة، و ٢٣ عالية الحساسية.

وفى دراسة قدر فيها ارتداد المحصول مقابل تركيز غاز الأوزون .. وجد Heck وآخرون (١٩٨٣) أن BBL-290، و BBL-254 كانا أكثر حساسية من BBL-274، و Dwarf Horticultural. وأكدت النتائج أن جيرمبلام الفاصوليا يحتوى على صفة المقاومة للتركيزات الحالية من الأوزون، ولكن المقاومة تفقد مع زيادة تركيز الغاز.

وتوضح دراسة وراثية شملت صنفين حساسين للغاز (هما: Spurt، و Blue Lake

Stringless) وصنفين متحملين (هما: Black Turtle Soup، و French's Horticultural) أن الحساسية للغاز صفة سائدة ويتحكم فيها أكثر من جين. كما تبين أن الأصناف التي تتحمل الغاز يقل فيها عدد الثغور – في وحدة المساحة من الورقة – بمقدار ٢٥٪ عما في الأصناف الحساسة، كما تغلق ثغورها عقب تعرضها للغاز، بينما تظل ثغور الأصناف الحساسة مفتوحة (عن Reinert وآخرين ١٩٧٩).

كما درست وراثة صفة تحمل الأوزون في تلقيح بين الصنف الحساس Oregon 91 والصنف غير الحساس Wade Bush، ووجد أن التباين الوراثي الإضافي كان أكبر مكونات التباين الوراثي، على الرغم من أن تباين السيادة كان – كذلك – جوهريًا. وقد قُدرت درجة التوريث على النطاق العريض بنحو ٦٠٪ وعلى النطاق الضيق بنحو ٤٤٪. ويستفاد من هذه الدراسة – كذلك – إمكان التقييم للصفة تحت ظروف متحكم فيها (Reinert & Eason ٢٠٠٠).

كذلك تتوفر في الفاصوليا صفة تحمل تلوث الهواء بغاز ثاني أكسيد الكبريت، وهي صفة متنحية (عن Bressan وآخرين ١٩٨١).

٥- الذرة السكرية:

وجدت اختلافات بين سلالات الذرة السكرية في تحملها للأوزون، وتبين أن هذه الصفة ثابتة، وسائدة جزئيًا تحت ظروف الحقل.

٦- البصل:

وجد أن مقاومة الأوزون في البصل يتحكم فيها جين واحد سائد، يجعل الخلايا الحارسة حساسة للغاز؛ مما يؤدي إلى إغلاق الثغور – تلقائيًا – لدى تعرضها له، فلا تُضار النباتات من جراء ذلك (عن Heggestad & Heck ١٩٧١).

كما وجد أن مقاومة غاز ثاني أكسيد الكبريت يتحكم فيها جين واحد سائد كذلك (عن Bressan وآخرين ١٩٨١).

٧- التبغ:

توضح الدراسات الوراثية التى أجريت على التبغ أن تحمل الأوزون صفة كمية يتحكم فيها جينات ذات تأثير إضافى أساسًا.

٨- البيتونيا:

كانت صفة تحمل الأوزون فى البيتونيا كمية وسائدة جزئيًّا (عن Reinert وآخرين ١٩٧٩).

الهندسة الوراثية لتحمل ثانى أكسيد الكبريت

أدى تحويل الكرنب الصينى وراثيًّا بجينى superoxide dismutase (المحتوى على المنجنين)، و catalase من *Escherichia coli* إلى جعله شديد التحمل لثانى أكسيد الكبريت SO_2. كذلك ازداد فى تلك النباتات نشاط إنزيمات مؤكسدة أخرى، مثل ascorbate peroxidase، و glutathione reductase لدى معاملتها بثانى أكسيد الكبريت، بينما لم تحدث تلك الزيادة فى نظيراتها من النباتات غير المحولة وراثيًّا؛ بما يعنى أن القدرة على التخلص من العناصر النشطة فى الأكسدة (ROS) فى النباتات المحولة وراثيًّا ازدادت جوهريًّا (Tseng وآخرون ٢٠٠٧).

ثانيًا: تحمل ملوثات التربة

تتلوث التربة فى مختلف بقاع العالم بمركبات عديدة يصعب حصرها. ويهتم مربى النبات بأمر هذه الملوثات من ناحيتين: أولاهما تربية أصناف يمكنها تحمل التركيزات المرتفعة نسبيًّا من ملوثات التربة، وأخراهما إنتاج نباتات أقل كفاءة فى امتصاص تلك الملوثات من التربة، أو أكثر قدرة على تحويلها – بعد امتصاصها – إلى مركبات أخرى أقل ضررًا؛ وبذا يقل ضررها على الإنسان أو الحيوانات الزراعية التى تستهلك تلك النباتات. ولكن نظرًا لحداثة موضوع ملوثات التربة .. فإن اهتمامات مربى النبات تجاهه كانت – ومازالت – محدودة.

ويمكن تلخيص أهم الإنجازات فى مجال التربية لتحمل ملوثات التربة الأخرى فى النقاط التالية:

١- وجد أن عشائر نباتات نجيل المرجية bent grass (*Agrostis tenuis*) النامية بالقرب من مختلف المناجم كانت أكثر تحملاً للتركيزات العالية من عناصر النحاس، والنيكل، والزنك، والرصاص التى تلوث التربة بتركيزات عالية فى البقاع المحيطة بالمناجم. وقد كان تحمل كل عشيرة منها مقصورًا على العنصر المعين الذى يلوث البيئة بالقرب من المنطقة المحيطة بالمنجم الذى جمعت منها نباتات العشيرة. ويستثنى من ذلك العشائر المتحملة لعنصر النيكل والزنك؛ حيث تميزت العشائر القادرة على تحمل التركيزات العالية من أحد العنصرين بتحملها للعنصر الآخر كذلك. وكان ذلك راجعًا إلى تواجد تركيزات عالية من كلا العنصرين فى مناطق المناجم التى جمعت منها (عن Devine ١٩٨٢).

٢- يؤدى تلوث التربة بالنحاس (بفعل نشاط المناجم، أو التلوث بمياه الصرف الصحى، أو الإفراط فى استعمال المبيدات الفطرية المحتوية على النحاس) إلى ظهور أعراض التسمم بهذا العنصر على النباتات، وهى: ضَعْف النمو الخضرى والجذرى، والاصفرار العام. وفى الكرنب .. تظهر نقط سوداء black specks على الأوراق.

وبتقييم ٨٤ صنفًا من الكرنب لتحمل التركيزات العالية من النحاس فى المزارع المائية (١,٥-٢,٠ مجم لتر، مقارنة بتركيز ٠,٠٣ مجم/لتر لمعاملة الشاهد) .. وجد أن الصنف Wisconsin All Seasons كان متحملاً للتركيزات العالية من العنصر مقارنة بالصنف الحساس Globe King، الذى تبين أن نمواته الخضرية تحتوى على تركيزات أعلى من عنصر النحاس (Rousos & Harrison ١٩٨٧).

٣- استخدمت مزارع الأنسجة فى انتخاب سلالات خلايا قادرة على تحمل تركيزات عالية من بعض العناصر (بعد معاملة المزارع بالعوامل المطفرة)، ومن أمثلة ذلك ما يلى:

أ- انتخبت سلالات خلايا بيتونيا *Petunia hybrida* مقاومة للتركيزات العالية

من الزئبق، لكن لم يمكن تمييز نباتات منها، كما لم تختلف السلالات المقاومة عن غير المقاومة فى امتصاصها للزئبق من البيئة المغذية.

ب- انتخبت سلالات خلايا تبغ قادرة على تحمل تركيزات عالية من عنصرى الزئبق والنحاس، ولكن النباتات التى تميزت منها لم تتحمل نفس تركيزات العناصر التى تحملتها سلالات الخلايا.

جـ- انتخبت سلالات خلايا أرز قادرة على تحمل تركيزات عالية من النحاس، لكن لم تميز منها نباتات كاملة.

د- انتخبت سلالات خلايا من *Agrostis stolonifera* قادرة على تحمل تركيزات عالية من الزنك والنحاس، وتميزت نباتات منها لها نفس القدرة على التحمل. كان نمو سلالات الخلايا بطيئًا فى غياب العنصر الذى يتحمل زيادة تركيزه، وكان امتصاص العنصرين عاليًا فى كل من سلالات الخلايا التى تتحمله والنباتات التى تميزت منها (عن Stavarek & Rains ١٩٨٤).

٤- درس تراكم العنصر المشع استرونشيم Strontium (الذى يتساقط على سطح الأرض — مع ماء المطر — بعد حالات التلوث النووى، وتمتصه النباتات، ليصل بعد ذلك إلى الإنسان — أو إلى الحيوانات الزراعية، ثم إلى الإنسان المستهلك لها — حيث يثبت فى العظام مثل الكالسيوم) .. وقد درس تراكم هذا العنصر فى الشعير والقمح وبعض الأنواع الأخرى، ووجدت اختلافات وراثية بين الأصناف فى مدى تراكم العنصر المشع فيها. وقد أوضحت دراسات التطعيم التى أجريت على فول الصويا أن النموات الخضرية هى التى تتحكم فى خفض تراكم عنصر الاسترونشيم فى النباتات (عن Epstein ١٩٧٢).

٥- تباينت أصناف البطاطس فى محتوى درناتها من الكادميم لدى اختبارها فى ١٢ موقعًا فى أستراليا، وكان محتوى بعض الأصناف التجارية الرئيسية نصف ما تحتويه أصناف أخرى. ولقد كان متوسط محتوى درنات أهم ١٤ صنفًا منها من

الكادميوم – عبر كل المواقع – يتراوح بين ٣٠، و ٥٠ ميكوجرام/كجم وزن طازج، علمًا بأن الحد الأقصى المسموح به هو ٥٠ ميكروجرام كادميوم/كجم وزن طازج من الدرنات. هذا .. إلا ! أن بعض الأصناف تجاوز محتواها من الكادميوم الحد الأقصى المسموح به فى بعض المواقع. وقد لوحظ أن الأصناف لم تكن ثابتة فى كونها منخفضة أو عالية المحتوى من الكادميم فى كل المواقع، وواقع الأمر أن التباينات بين المواقع – فيما يتعلق بمحتوى الدرنات من الكادميم – كان أعلى من التباينات بين الأصناف فى الموقع الواحد؛ بما يعنى أن التربة وعوامل أخرى خاصة بالموقع (مثل نوعية مياه الرى والمناخ) تلعب دورًا رئيسيًّا فى التحكم فى تراكم الكادميوم بدرنات الأصناف التجارية من البطاطس. لذا .. فمن الضرورى عند التربية لإنتاج أصناف لا يتراكم فيها الكادميوم أن يكون ذلك تحت مدى واسع من الظروف البيئية (McLaughlin وآخرون ١٩٩٤).

الفصل السادس عشر

استخدامات الهندسة الوراثية وتقنيات الدنا الأخرى فى التربية

يتطلب إجراء عمليات التحول الوراثى بهدف تحمل الظروف البيئية القاسية (أى بهدف تحمل عوامل الشدّ البيئى) فهمًا دقيقًا لطبيعة ذلك التحمل، علمًا بأن مختلف عوامل الشدّ البيئى – مثل: الملوحة العالية، والحرارة المنخفضة، والتجمد، والجفاف – تشترك جميعها فى كونها تتضمن شدًّا مائيًّا، على الرغم من أن تفاصيل الأضرار التى تحدث للنباتات من جراء تعرضها لأى من حالات الشدّ تختلف اختلافًا بينًّا من حالة لأخرى، وتختلف معها – بالتالى – طبيعة تلك الأضرار، والاستراتيجيات المحتملة للوقاية منها. ولهذه الأسباب مجتمعة فإن من استراتيجيات الهندسة الوراثية لتحمل الظروف البيئية القاسية ما هو ذات طبيعة عامة تشمل كل حالات الشدّ البيئى، ومنها ما يوجه لحالات شدٍّ خاصة دون غيرها.

الصفات والمركبات المستهدفة فى عمليات التحول الوراثى لتحمل الشدّ البيئى

من أهم الصفات والمركبات والإنزيمات التى تكون مستهدفة فى عمليات التحول الوراثى للنباتات لأجل تحمل الشدّ البيئى ما يلى (جدول ١٦-١):

١- الحاميات الأسموزية osmoprotectants (جدول ١٦-٢):

تعمل الحاميات الأسموزية فى ضبط وتعديل الضغط الأسموزى، وربما تفيد فى حماية البروتينات والأغشية البروتوبلازمية فيه، كما تعمل كـ reactive (OH^-) scavengers، ومن أمثلتها:

أ- الأحماض الأمينية، مثل البرولين proline، والإكتوين ectoine.

ب- مركبات الـ dimethyl sulfonium مثل الجليسين بيتين glycine betaine، والـ dimethylsulfoniopropinonate (اختصارًا: DMSP).

جـ- الـ polyols، مثل المانيتول mannitol، والـ D-ononitol، والسوربيتول sorbitol.

د- السكريات، مثل السكروز، والتريهالوز trehalose، والفروكتان fructan.

٢- المركبات الـ reactive oxygen scavengers:

تعمل هذه المركبات لمنع سمية المركبات النشطة في تفاعلات الأكسدة reactive oxygen species، ومن أمثلتها:

أ- إنزيمات، مثل الـ catalase، والـ Fe/Mn superoxide dismutase، والـ ascorbate perpxidase، والـ glutathione cycle enzymes، والـ glutathione S-transferase، والـ glutathione peroxidase، والـ alternative oxidase.

ب- مركبات غير إنزيمية، مثل حامض الأسكوربيك، والفلافونات، والكاروتينات، والأنثوسيانينات.

جدول (١٦-١): جينات نباتية وميكروبية استخدمت في عمليات تحول وراثي لأجل تحمل الشدّ البيئي (Leone وآخرون ١٩٩٩).

الجين	الكائن المعطى	المنتَج الجينى	النبات المحول وراثيًا	التحمل
بروتينات حامية				
HVAI	نبات	Lea protein	الأرز	الملوحة العالية
Afp	سمك	Antifereeze protein	التبغ البطاطس	التجمد
Afa3	سمك	Antifereeze protein	الطماطم	التجمد
ثبات الأغشية				
des9	*A. nidulans*	Δ-9-desaturase	التبغ	البرودة
fad7	نبات	Chloroplast ω-3 fatty acid desaturase	التبغ	البرودة
إنزيمات كاسحة				
Gst/Gpx	نبات	Glutathionetransferase/glutathione peeroxidase	التبغ	الشدّ التأكسدى
Mn-Sod	نبات	Mn-Super-oxide dismutase	البرسيم الحجازى التبغ	الشدّ التأكسدى
Fe-Sod	نبات	Fe-Super-oxide dismutase	التبغ	الشدّ التأكسدى

تابع جدول (١٦-١).

الجين	الكائن المعطى	المنتَج الجينى	النبات المحول وراثيًا	التحمل
مواد منظمة أسموزيًا				
mtlD	*E. coli*	mannitol 1-P dehydrogenase	التبغ *A. thaliana*	الملوحة العالية
Bet A	*E. coli*	choline dehydrogenase	التبغ	الملوحة العالية
Bet A	*E. coli*	choline dehydrogenase	البطاطس	التجمد
SacB	*B. subtilis*	levansucrase	التبغ	الجفاف
CodA	*A. globiformis*	choline oxidase	*A. thaliana*	الجفاف البرودة
Imt1	نبات	Myo-inositol-O-methyl-transferase	التبغ	
Tps1	خميرة	trehalose-6-phosphate synthase	التبغ	الجفاف
otsA, otsB	*E. coli*	trehalose-6-phosphate synthase and trehalose-6-phosphate phosphatases	التبغ	الجفاف
AtProDH	نبات	porline dehydrogenase	*A. thaliana*	التجمد الملوحة العالية
P5CS	نبات	Pyrroline-5-carboxylate synthetase	التبغ	الجفاف

جدول (١٦-٢): حالات متنوعة من التحول الوراثى بالحاميات الأسموزية لأجل زيادة التحمل لمختلف عوامل الشدّ البيئى (عن Chawla ٢٠٠٠).

النبات المحول وراثيًا	الجين المستعمل	المركب المعبر عنه	حالة التحمل
التبغ	Mannitol 1-phosphate dehydro-genase (*mtlD*) from *E. coli*	Mannitol	الملوحة
Arabidopsis	*MtlD* from *E. coli*	Mannitol	الملوحة
التبغ	*SacB* from *Bacillus subtilis*	Fructan	الجفاف
التبغ	TPS1 subunit encoding trehalose synthase from *E. coli*	Trehalose	الجفاف
التبغ	γ-Pyrroline-5-carboxylate synthetase	Proline	الشدّ الأسموزى
الأرز	Barley *lea* gene *(HVA1)*	LEA	الجفاف والملوحة
التبغ	*BetA* from *E. coli* encoding choline dehydrogenase	Glycine betaine	الملوحة
الأرز	*CodA* from *Arthrobacter globiformis* endcoding choline oxidase	Glycine betaine	الملوحة
Arabidopsis thaliana	*CodA* from *Arthrobacter globiformis endcoding choline oxidase*	Glycine betaine	الملوحة والبرودة

٣- بروتينات الشدّ stress proteins:

قد تلعب هذه البروتينات دورًا فى ثبات البروتين، وفى الارتباط بالماء لإبطاء الفقد الرطوبى، وكـ chaperones، وفى ثبات الأغشية، وفى خلب الأيونات، ومن أمثلتها ما يعرف باسم late embryogenesis abundant proteins.

٤- بروتينات الصدمة الحرارية Heat shock proteins:

تعمل هذه البروتينات فى منع تجلط البروتين بفعل الحرارة، وأنواعها كثيرة.

٥- ناقلات الأيونات والبروتونات ion/proton transporters:

تعمل على امتصاص ونقل البوتاسيوم والصوديوم وتحقيق تدرج بروتونى، وخلب الأيونات التى توجد فى السيتوبلازم وعضيات الخلية والتخلص منها. ومن أمثلتها ما يلى:

high-affainity K^+ transporters

low-affainity K^+ channels

plasma membrane, pre-vacular, vacular and organellar protom ATPase and ion transporters H^+/ATPase, Na^+/H^+ antiporters)

٦- سيولة الغشاء البلازمى membrane fluidty :

تعمل على زيادة تحمل البرودة، ومن أمثلتها الـ fatty acid desaturases.

هذا .. بالإضافة إلى الجينات التى تتحكم فى الوضع المائى بالنبات (مثل القنوات المائية، أو الـ aquaporins)، ومكونات الإشارات signal components (مثل الـ Ca^{2+} - dependent protein kinases، والـ Ca^{2+} sensors)، والـ transcription factors، والجينات التى تحور من مسارات تمثيل الهرمونات (عن Leon وآخرون ١٩٩٩).

لقد عرفت كثيرًا من الجينات التى يمكن استخدامها — أو استخدمت بالفعل — فى عمليات التحول الوراثى لأجل تحمل الظروف البيئية القاسية (جدول ١٦-٣).

جدول (١٦-٣): الجينات المنقولة بطرق الهندسة الوراثية التى أظهرت أنها تكسب النباتات المحولة وراثيًا مقاومة لواحدة أو أكثر من حالات الشدّ البيئى (عن Singh ١٩٩٣).

الجين المنقول	عُزل من	الوظيفة	النبات المحول وراثيًا	الحماية من حالات الشدّ البيئى
mtlD	*E. coli*	Mannitol-1-phosphate dehydrogenase	التبغ	الشدّ الملحى (٢٥٠ مللى مول كلوريد صوديوم)
			Arabidopsis	أنبتت البذو فى بيئة عالية الملوحة
P5CS	*Mothbean*	Pyrroline-5-carboxylate synthetase	التبغ	
hsf		Heat shock factor (transcription factor)	التبغ	الشدّ الحرارى
sacB	*Bacillus subtilis*	Fructan accumulation	التبغ	شدّ الجفاف
ala3 [أ]	مخلق صناعيًّا	Antifreeze protein (AFP)	التبغ	شدّ التجمد
	الكوسة	Glycerol-3-phosphate acetyl transferase	التبغ	شدّ البرودة
hval	الشعير	[ب] A class 3 lea protein	الأرز	شدّ الملوحة
Cor47		A low temperature responsive gene product	الأرز	شدّ الجفاف والملوحة
betA	*E. coli*	[جـ] Choline dehydrogenase	التبغ	شدّ الملوحة
betB	*E. coli*	[د] Betaine aldehyhyde dehydrogenase	التبغ	الشدّ الأسموزى
codA	*Arthrobacter globiformis*	[هـ] Choline oxidase	Arabidopsis	الشدّ الملحى وشدّ البرودة
sal1	*Arabidopsis* sp.	Sulphur assimilation	الخميرة	شد الملوحة العالية

أ- حُصل عليه من سمك يعيش فى البحار القطبية.
ب- Lea تعنى late embryogenesis abundant protein.
جـ- يحول الـ choline إلى betaine aldehyde.
(د) يحول الـ betaine aldehyde إلى glycine betaine.
(هـ) يحول choline إلى glycine betaine.

واستخدمت عديد من جينات الـ *Arabidopsis* التى تم التعرف عليها وعزلها فى عمليات تحول وراثى لأجل زيادة القدرة على تحمل الظروف البيئية القاسية فى النباتات (Nakashima & Yamaguchi-Shinozaki ٢٠٠٥).

وتبين جداول (١٦-٤) إلى (١٦-١١) كثيرًا من حالات التحول الوراثى التى أجريت حتى عام ٢٠٠٧، بهدف تحسين تحمل النباتات للظروف البيئية القاسية (Genes for stress resistance in transgenic/mutant plants – plantstress.com – ٢٠٠٧ – الإنترنت).

جدول (١٦-٤): بعض الجينات التى استخدمت فى التحول الوراثى للنباتات لزيادة قدرتها على تحمل بعض حالات الشدّ البيئى (عن **Genes for stress resistance in transgenic/mutant plants** – ٢٠٠٧ – الأنترنت).

رمز الجين	الإنزيم أو المركبات التى يتحكم الجين فى تمثيلها	النبات المحول وراثيًا	فعل الجين فى النبات المحول وراثيًا
adc	Polyamine synthesis	الأرز	تحمل الجفاف
BADH-1	Betaine aldehyde dehydrogenase	الطماطم	المحافظة على ضغط أسموزى عال
BADH-1	Betaine aldehyde dehydrogenase	الجزر	تحمل الملوحة
betA	Choline dehydrogenase (glycinebetaine synthesis)	الأذرة	تحمل الجفاف فى مرحلة البادرة مع المحصول العالى بعد ظروف الجفاف
codA	Choline oxidase (glycine hetaine synthesis)	الأرز	زيادة تحمل الملوحة والبرودة
codA	Choline oxidase (glycine betaine synthesis)	الطماطم	تحمل البرودة
COX	Choline oxidase (glycine betaine synthesis)	الأرز	تحمل الملوحة والشدّ
GS2	Chloroplastic glutamine synthetase	الأرز	زيادة تحمل الملوحة والبرودة
mt1D	Mannito-1-phosphate dehydrogenase (mannitol synthesis)	القمح	تحمل الكالوس والنباتات للملوحة والجفاف
Osmyb4	Cold induced transcription factor	الطماطم	تحمل الجفاف ولكن ليس البرودة
OsP5CS2	Highly homologous to P5C5	الأرز	تحمل البرودة والملوحة
P5CS	Pyrroline carboxylate synthase (proline synthesis)	البطاطس	تحمل الملوحة

تابع جدول (١٦-٤).

رمز الجين	الإنزيم أو المركبات التى يتحكم الجين فى تمثيلها	النبات المحول وراثيًا	فعل الجين فى النبات المحول وراثيًا
P5CS	Pyrroline carboxylate synthase (proline synthesis)	الأرز	انخفاض الشدّ التأكسدى فى ظروف الشدّ الأسموزى
P5CS	Pyrroline carboxylate synthase (proline synthesis)	الأرز	تحمل شد النقص المائى والملوحة
P5CS	Pyrroline carboxylate synthase (proline synthesis)	فول الصويا	تحمل الشدّ الأسموزى والحرارة العالية
P5CS	Pyrroline carboxylate synthase (proline synthesis) (tomato)	قصب السكر	تحمل الجفاف من خلال دور مضاد للأكسدة يلعبه البرولين
pdc1	Pyruvate decarboxylase overexpression	الأرز	زيادة تحمل الغمر بالماء
P5CR	Pyrroline carboxylate reductase (praline accumulation)	فول الصويا	نشاط مضادات الأكسدة فى ظروف الشدّ
P5CR	Pyrroline carboxylate reductase (proline accumulation)	فول الصويا	تراكم الأحماض الأمينية
PPO	Polyphenol oxidases suppression	الطماطم	تحمل الجفاف
SAMDC	S-adenosylmethioninedecarboxylase (polyamine synthesis)	الأرز	تحسن نمو البادرات فى ظروف شد الملوحة لمدة يومين
SST/FFT	Fructan accumulation	البطاطس	انخفاض تراكم البرولين فى ظروف نقص الرطوبة
TPSP	Trehalose synthesis	الأرز	تحمل الجفاف والملوحة والبرودة معبرًا عنها بفلورة الكلوروفيل
TPS1	Trehalose synthesis	الطماطم	تحمل الجفاف والملوحة والشدّ التأكسدى
WCOR410	Dehydrin	الفراولة	تحمل التجمد

جدول (١٦-٥):بعض الجينات ذات العلاقة بالـ late embryogenesis abundant (اختصارًا: LEA) المستخدمة فى التحول الوراثى لزيادة تحمل بعض حالات الشدّ البيئى.

رمز الجين	الإنزيم أو المركبات التى يتحكم الجين فى تمثيلها	النبات المحول وراثيًا	فعل الجين فى النبات المحول وراثيًا
HVA1	Group 3 LEA protein gene	الزمير	تحمل الملوحة فى صفة المحصول
HVA1	Group 3 LEA protein gene	الأرز	تحمل الجفاف والملوحة
HVA1	Group 3 LEA protein gene	القمح	زيادة الكتلة البيولوجية وكفاءة استخدام المياه تحت ظروف الشدّ
OsLEA3-1	LEA protein	الأرز	تحمل الجفاف فى صفة المحصول تحت ظروف الحقل
ME-leaN4	LEA Protein	الخس	تحفيز النمو وتأخير الذبول فى ظروف الجفاف مع تحمل الملوحة
ME-leaN4	LEA Protein	الكرنب الصينى	تحمل الجفاف والملوحة

جدول (١٦-٦): بعض الجينات المنَظِّمة المستخدمة فى التحول الوراثى لزيادة القدرة على تحمل بعض حالات الشدّ.

رمز الجين	الإنزيم أو المركبات التى يتحكم الجين فى تمثيلها	النبات المحول وراثيًا	فعل الجين فى النبات المحول وراثيًا
ABF3	Transcription factor	الأرز	تحمل الجفاف
ADC	Arginine decarboxylase overexpression	الأرز	تراكم متعددة الأمينات وتحمل الملوحة فى صفة تراكم الكتلة البيولوجية
ADH1	alcohol dehydrogenase	الأرز	تحمل الغمر بالماء
ADH1;ADH2	alcohol dehydrogenase	الذرة	تحمل البرودة
AtCBF1-3	Transcription factor	البطاطس	تحمل التجمد فى صفة المحصول
AtMT2a AtMT3	Metallothioneins synthesis in guard cells	الفول	تحمل الكادميم من خلال فعل مضاد للأكسدة

تابع جدول (١٦-٦).

رمز الجين	الإنزيم أو المركبات التى يتحكم الجين فى تمثيلها	النبات المحول وراثيًا	فعل الجين فى النبات المحول وراثيًا
CaPIF1	Cys-2/His-2 zinc finger protein	الطماطم	تحمل البرودة ومقاومة للأمراض
CBF1	Transcription factor	الطماطم	تحمل البرودة وفعل مضاد للأكسدة وتنشيط لجين تمثيل الكاتاليز CAT1
CBF3	Transcription factor	الأرز	تحمل الجفاف والملوحة
DREB1 or OsDREB1	Transcription factor	الأرز	تحمل الجفاف والملوحة والبرودة مع ضعف النمو في غير ظروف الشدّ
DREB1A	Transcription factor	القمح	تأخر الذبول تحت ظروف الجفاف
FER	Root development and physiology	الطماطم	احتمال تحفيز التغذية بالحديد
Ferritin	Iron storage protein	الأرز	زيادة تراكم الحديد والزنك بالحبوب
Gal	Raffinose hydrolysis	البيتونيا	زيادة تحمل التجمد
GPAT	glycerol-3-phosphate acyltransferase of chloroplasts	الأرز	تحمل البرودة
HAL1	Promote K^+/Na^+ selectivity	الطماطم	تحمل الملوحة فى صفات النمو وإنتاج الثمار
HAL1	Promote K^+/Na^+ selectivity	البطيخ	تحمل الملوحة فى صفة النمو
HAL 2 (Yeast)	Promote K^+/Na^+ selectivity	الطماطم	تحمل الملوحة فى كل من الكالوس والتجذير
HvCBF4	Transcription factor	الأرز	تحمل الجفاف والبرودة
IMPDH	Root Inosine-5'-monophosphate dehydrogenases	فول الصويا	خفض امتصاص الجذور للألومنيوم
LeGPAT	Glycerol-3-phosphate acytransferase	الطماطم	تحمل البناء الضوئى لشدّ الحرارة المنخفضة
MsPRP2	Transcription factor	البرسيم الحجازى	زيادة تحمل الملوحة
naat	Nicotianamine aminotransferase activity	الأرز	زيادة كفاءة الحديد وزيادة إفرازات الـ phytosiderophores وزيادة محصول الحبوب

تابع جدول (١٦-٦).

رمز الجين	الإنزيم أو المركبات التى يتحكم الجين فى تمثيلها	النبات المحول وراثيًا	فعل الجين فى النبات المحول وراثيًا
NPK1	mitogen-activated protein kinase	الذرة	تحمل الجفاف فى صفة البناء الضوئى
OsCDPK7	Transcription factor	الأرز	تحمل البرودة والجفاف
OsCOIN	RING finger protein	الأرز	تحمل البرودة والملوحة والجفاف
OCPI1	Transcription factor	الأرز	تحمل الجفاف فى صفة المحصول
OsSbp	Calvin cycle enzyme sedoheptulose-1,7-bishosphatase	الأرز	تحمل الملوحة فى صفة البناء الضوئى
OsPTF1	Transcription factor	الأرز	تحمل نقص الفوسفور
PDH45	DNA helicase 45	البسلة	تحمل الملوحة فى صفة المحصول
See2	Senescence-associated legumain gene	الذرة	دور لاستعمال النيتروجين عند نقص العنصر
SNAC1	Stomatal activity	الأرز	تحمل الجفاف والملوحة
TaSTK	Serine/threonine protein kinase	القمح	تحمل الملوحة
WXP1	Epicuticular wax accumulation	البرسيم الحجازى	تحمل الجفاف فى صورة المحافظة على حالة الرطوبة بالأوراق
ZPT2-3	Encodes a Cys2/His2-type zinc finger protein	البيتونيا	تحمل الفقد الرطوبى

جدول (١٦-٧): بعض الجينات المنظمة للهرمونات التى استخدمت فى التحول الوراثى لتحسين تحمل بعض الظروف البيئية.

رمز الجين	الإنزيم أو المركبات التى يتحكم الجين فى تمثيلها	النبات المحول وراثيًا	فعل الجين فى النبات المحول وراثيًا
PSAG12-IPT	Over production of cytokinins	البيتونيا	تأخر شيخوخة الأوراق
rolD	ACC deaminaseoverexpression	لفت الزيت	ضعف إنتاج الإثيلين وتحمل النيكل

تابع جدول (١٦-٧).

رمز الجين	الإنزيم أو المركبات التى يتحكم الجين فى تمثيلها	النبات المحول وراثيًا	فعل الجين فى النبات المحول وراثيًا
sp12 and sp5	ABA Over production	الطماطم	زيادة كفاءة استخدام المياه وزيادة قدرة توصيل الجذور للماء
tos1	Increased ABA sensitivity	الطماطم	فرط الحساسية للشدّ الأسموزى وللمعاملة بحامض الأبسيسك
ZmACS6	Ethylene synthesis	الذرة	طفرة تتحكم فى شيخوخة تستحثها ظروف الجفاف

جدول (١٦-٨): بعض الجينات ذات العلاقة بالشدّ التأكسدى التى استخدمت فى عمليات التحول الوراثى لتحسين تحمل بعض حالات الشدّ البيئى.

رمز الجين	الإنزيم أو المركبات التى يتحكم الجين فى تمثيلها	النبات المحول وراثيًا	فعل الجين فى النبات المحول وراثيًا
Apx	Ascorbate peroxidase	القطن	حماية البناء الضوئى فى ظروف شدّ البرودة
Apx	Ascorbate peroxidase	الطماطم	تحمل البرودة والملوحة
CAT	Wheat catalase	الأرز	خفض مستوى H_2O_2 فى ظروف شدّ البرودة
GST	glutathione S-transferase overexpression	القطن	لا يظهر تحملا للملوحة فى النباتات الكاملة ولا يظهر نشاط مضاد للأكسدة
GST	glutathione S-transferase overexpression	الأرز	تحمل الملوحة والبرودة
SOD	Cu/Zn superoxide dismutase	الطماطم	لا تظهر حماية من نشاط الـ superoxides
SOD	Mn superoxide dismutase	البرسيم الحجازى	تحمل لشدّ التجمد
SOD	Mn superoxide dismutase	الأرز	تقليل الضرر واستمرار البناء الضوئى تحت ظروف شد الـ PEG

جدول (١٦-٩): بعض الجينات المشفرة للمرافقات الجزيئية التي استخدمت في عمليات تحول وراثي لتحسين تحمل بعض حالات الشدّ البيئي.

رمز الجين	الإنزيم أو المركبات التي يتحكم الجين في تمثيلها	النبات المحول وراثيًا	فعل الجين في النبات المحول وراثيًا
Hsp101	Heat shock protein	الأرز	تحمل الحرارة العالية في صورة النمو النباتي
Hsp17.7	Heat shock protein	الجزر	زيادة أو نقص في تحمل الحرارة العالية
LeHSP100/ClpB	Chloroplast HSP	الطماطم	تحمل الحرارة العالية
P5CR	Inducible heat shock promoter (ISP)	فول الصويا	زيادة تراكم البرولين
wx	Control amylose synthesis	الأرز	٥ زيادة محتوى الأميلوز في الحرارة المنخفضة

جدول (١٦-١٠): بعض الجينات المسئولة عند تنظيم حركة العناصر داخل النبات (تُشفر لتمثيل الـ proton pumps، والـ antiporters، والـ ion transporters) والتي استخدمت في عمليات تحول وراثي لتحسين تحمل نقص أو سمية بعض العناصر، وتحمل الملوحة، وزيادة محتوى النباتات من بعض العناصر.

رمز الجين	الإنزيم أو المركبات التي يتحكم الجين في تمثيلها	النبات المحول وراثيًا	فعل الجين في النبات المحول وراثيًا
ALMT1	aluminum-activated malate transporter	القمح	تحمل الألومنيوم
ALMT1	aluminum-activated malate transporter	الشعير	تحمل الألومنيوم
AtNHX1	Vacuolar Na^{+}/H^{+} antiporter	لفت الزيت	تحمل الملوحة في صورة النمو ومحصول البذور وجودة زيت البذور
AtNHX1	Vacuolar Na^{+}/H^{+} antiporter	القطن	تحمل الملوحة في البناء الضوئي والمحصول
AtNHX1	Vacuolar Na^{+}/H^{+} antiporter	الطماطم	تحمل الملوحة في صورة النمو ومحصول الثمار
AtNHX1	Vacuolar Na^{+}/H^{+} antiporter	القمح	تحمل الملوحة في صورة محصول الحبوب تحت ظروف الحقل

تابع جدول (١٦-١٠).

رمز الجين	الإنزيم أو المركبات التى يتحكم الجين فى تمثيلها	النبات المحول وراثيًا	فعل الجين فى النبات المحول وراثيًا
AtZIP1	Zinc transporter	الشعير	زيادة محتوى الحبوب من الزنك
AtPDR8	Plasma membrane efflux pump	Arabidopsis	تحمل الكادميم والرصاص
BOR1	Boron transporter	Arabidopsis	تحمل نقص البورون
AhHMA4	Low Cd & Zn in cytoplasm	Arabidopsis	تحمل الكادميم والزنك
AtMGT1	Mg^{2+} transporter protein	*Nicotiana benthamiana*	تحمل نقص المغنيسيوم
AtPDR12	ABC transporter	Arabidopsis	تحمل الرصاص
AtMTP11	Encode proteins of the cation diffusion facilitator (CDF) family	Arabidopsis	تحمل نقص المنجنيز
cNHX1	Vacuolar Na^+/H^+ antiporter	الموالح	استجابة تحمل البرودة تستحثها الحرارة العالية
HKT1	Potassium transporter	القمح	تحمل الملوحة فى النمو مع تحسن فى نسبة K^+ إلى Na^+
HvPIP2;1	PIP2 plasma membrane aquaporin Over-expression	الأرز	زيادة الحساسية لشدّ الملوحة
NtPT1	Phosphate transporter	الأرز	الحصول على الفوسفور
NRT2.1	Nitrate transporter	Arabidopsis	الشكل البنائى للمجموع الجذرى وامتصاص النترات فى ظروف نقص النيتروجين
OsNHX1	Vacuolar Na^+/H^+ antiporter	الأرز	تحمل الملوحة
OsSOS1	Plasma membrane Na^+/H^+ exchanger	الأرز	تحمل الملوحة
SOD2	Vacuolar Na^+/H^+ antiporter	الأرز	تحمل الملوحة
SsNHX1	Vacuolar Na^+/H^+ antiporter	الأرز	تحمل الملوحة

جدول (١٦-١١): جينات أخرى تتحكم فى صفات متباينة واستخدمت ف عمليات تحول وراثى لتحسين تحمل بعض النباتات لبعض الظروف البيئية القاسية.

رمز الجين	الإنزيم أو المركبات التى يتحكم الجين فى تمثيلها	النبات المحول وراثيًا	فعل الجين فى النبات المحول وراثيًا
Als1	Aluminum sensitivity	الأرز	ضعف النمو فى وجود شدّ الألومنيوم
Calcineurin (mouse)	Ca^{2+}- and calmodulin-dependent serine/threonine phosphatase	الأرز	تحمل الملوحة من خلال التحكم فى تراكم أيون الصوديوم
GDH	Bacterial Glutamate dehydrogenase expression	الذرة	تحمل الجفاف
Rf1	Fertility restorer	الأرز	تحسين الخصوبة فى الحرارة المنخفضة

ومع التقدمات فى دراسات الهندسة الوراثية يحاول العلماء الاستفادة مما يعرف باسم الـ transcriptome engineering، وهو التعبير الفائق لجين مفتاحى أساسى (مثل مجسّات الشدّ stress sensors، والـ protein kinases، والـ transcription factors) التى تنظم عدة جينات مستهدفة تُشفر لتمثل الإنزيمات الخاصة بتكوين المواد العضوية الذائبة المتوافقة، وإنزيمات مضادات الأكسدة، وبروتينات الشدّ، مثل الـ late embryogenesis abundant proteins. يبرز هذا الجانب من الهندسة الوراثية كأداة هامة للتغلب على حالات الشدّ البيئى. فمثلاً .. تُنظم البروتينات التى تتكون عند التعرض للشدّ، مثل الـ C-repeat binding proteins (اختصارًا: CBFs)، والـ dehydration responsive element binding proteins (اختصارًا: DREBs) تعبير عديد من الجينات للـ LEA-type proteins، وتمثيل المواد العضوية الذائبة المتوافقة، وإدارة الشدّ التأكسدى (Dalal وآخرون ٢٠٠٦).

الجليسين بيتين وأهميته فى عمليات التحول الوراثى لتحمل الظروف البيئية القاسية

إن البيتينات betaines — التى منها الجليسين بيتين — عبارة عن مركبات رباعية الأمونيوم quaternary ammonium compounds فيها ذرة النيتروجين مشبعة المثيل (fully

methylated). وأكثر أنواع البيتينات شيوعًا فى النباتات – وأكثرها دراسة – هو الجليسين بيتين glycine betaine (اختصارًا: GB)، وكذلك البرولين بيتين proline betaine، والـ β-alanine betaine، والـ choline-O-sulfate، والـ 3- dimethylsulfoniopropionate.

يتوزع الجليسين بيتين على نطاق واسع فى النباتات الراقية، ويتم تمثيله فى كثير من الأنواع النباتية بمعدلات عالية استجابة لعدة أنواع من الشدّ البيئى. وبينما يتراكم الجليسين بيتين تحت تلك الظروف فى عديد من الأنواع البعيدة عن بعضها البعض تقسيميًّا مثل السبانخ والشعير، فإن أنواعًا غيرها مثل الـ *Arabidopsis*، والأرز، والتبغ لا يحدث فيها هذا التراكم.

يرتبط مدى تراكم الجليسين بيتين إيجابيًّا مع شدة الشدّ البيئى الذى يتعرض له النوع النباتى. كذلك فإن المعاملة بالجليسين بيتين تحسن نمو أنواع متباينة من النباتات وقدرتها على البقاء تحت ظروف متباينة من الشدّ البيئى. وأوضحت الدراسات أن تراكم هذا المركب يفيد فى المحافظة على بناء الإنزيمات والبروتينات المعقدة، وفى ثبات الأغشية البلازمية فى ظروف كل من الشدّ الملحى والشدّ الحرارى. كما يتبين أن التحويل الوراثى للأنواع التى لا يتراكم فيها الجليسين بيتين بمسار بنائى يعمل على تكوينه وتراكمه يفيد فى جعل تلك الأنواع أكثر تحملاً للظروف البيئية القاسية (Chen & Murata ٢٠٠٢، و Sakamoto & Murata ٢٠٠٢).

الجينات المسئولة عن مسارات تمثيل الجليسين بيتين فى مختلف الكائنات الحية

لقد تم تعريف وعزل الجينات التى تشفر لتكون الإنزيمات الداخلة فى مسارات تمثيل الجليسين بيتين فى مختلف الكائنات، والتى تتضمن ما يلى (شكل ١٦-١):

١- الجينان الخاصان بالـ choline monooxygenase (اختصارًا: CMO)، والـ betaine aldehyde dehydrogenase (اختصارًا: BADH) من مختلف النباتات.

٢- الجينان الخاصان بالـ choline dehydrogenase (اختصارًا: CDH)، والـ BADH من *Escherichi coli*.

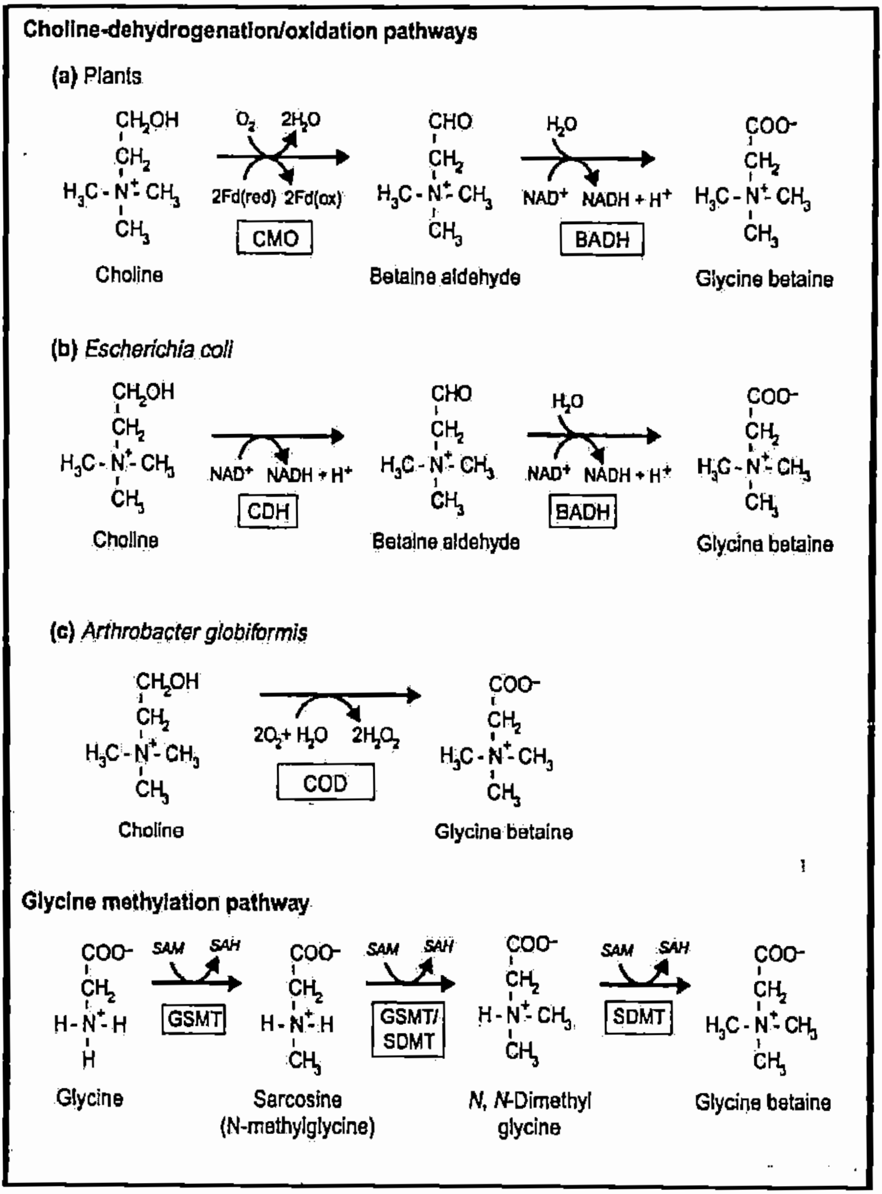
٣- الجينـان الخاصـان بالـ choline oxidase (اختـصارًا: COD): codA مـن *Arthrobacter globiformis*، و cox من *Arthrobacter pascens*.

٤- الجينـان الخاصـان بكـل مـن الـ glycine sarcosine methyltransferase (اختصارًا: GSMT)، و sarcosine dimethylglycine methyltransferase (اختصارًا: SDMT) مـن *Actinopolyspora halophilia*، و *Ectothiorhodospira halochloris* (شكل ١٦-١). وقد أنتجت نباتات محولة وراثيًا مـن مختلـف الأنـواع النباتيـة يُعـبر فيها عن تلك الجينات، ويتراكم فيها الجليسين بيتين بدرجات متفاوتـة، كمـا تُظهـر تحسنًا فى تحمل أنـواع مختلفـة مـن الـشدّ البيئـى (جـدول ١٦-١٢) (عـن Chen & Murata ٢٠٠٢).

استخدام الجليسين بيتين فى عمليات التحول الوراثى

يُنتج الجليسين بيتين glycine betaine (وهـو مركـب ربـاعى الأمونيـوم quaternary ammonium compound) بواسطة أكثر من عشرة عـائلات نباتيـة مزهـرة، بالإضـافة إلى الطحالب البحرية وبعض الأنواع البكتيرية. يقوم الجليسين بيتين بالمحافظة علـى كيـان البروتينات والأغشية الخلوية (منعها من التدهور)، كمـا يقـوم بحمايـة الخلايـا ممـا قـد يحيط بها من ضغوط أسموزية عالية بتوفير ضغط أسموزى مقابل داخل الخلايا، أى إنـه يعمل كـ osmolyte. ولقد دُرست عملية تمثيل الجليسين بيـتين فـى النباتـات - فقـط - فى أنواع من العائلة الرمرامية، مثل: السبانخ والبنجر وغيرهما.

ولقد جرت محاولات للتحكم فى إنتاج الجليسين بيـتين بـإجراء التحـولات الوراثيـة المناسبة بأى من جينات النباتات، أو *E. coli*، أو *A. globiformis* (جـدولا ١٦-١٢، و ١٦-١٣). ولقـد أدى التحـول الـوراثى للنباتـات بجينـات الـ betaine aldehyde dehydrogenase من أى من النباتات أو *E. coli* .. أدى إلى تراكم الجليسين بيـتين فـى النباتات عنـدما زودت تلـك النباتـات بـالبيتين ألدهيـد betaine aldehyde، لكـن ذلـك التراكم لم يحدث فى النباتات المحولة وراثيًا فى غياب البيتين ألدهيد.



شكل (١٦-١): مسارات تمثيل الجليسين بيتين glycine betaine في مختلف الأنواع النباتية. يُراجع المتن للتفاصيل.

جدول (١٦-١٢): تراكم الجليسين بيتين glycine betaine فى النباتات المحولة وراثيًا وتحملها لحالات الشدّ البيئى.

جين التحول الوراثى	النباتات المحولة وراثيًا	تراكم الجليسين بيتّين	حالة تحمل الشدّ البيئى
Barley *badh* (betaine aldehyde dehydrogenase)	Tobacco peroxisome	لم يختبر	لم يختبر
Spinach *badh*	Tobacco chloroplast	20 µmol g^{-1} FW (in 5 mmol l^{-1} betaine aldehyde)	لم يختبر
Spinacb *cmo* (choline monooxygenase)	Tobacco chloroplast	<0.05 µmol g^{-1} FW	لم يختبر
E. coli betB (betaine aldehyde dehydrogenase)	Tobacco chloroplast or cytosol	Not tested	لم يختبر
E. coli. BetA (choline dehydrogenase)	Tobacco cytosol (membranes)	Not detected	اللوحة
betA/betB	Tobacco	0.035 µmol g^{-1} FW	البرودة اللوحة
betA	Rice	5.0 µmol g^{-1} FW	الجفاف اللوحة
A. globiformis codA *(choline oxidase)*	*Arabidopsis chloroplast*	1.2 µmol g^{-1} FW	اللوحة البرودة التجمد الحرارة الضوء القوى
codA	Rice	5.3 µmol g^{-1} FW	اللوحة البرودة
A. pascens cox (choline oxidase)	*Arabidopsis*	19 µmol g^{-1} DW	التجمد اللوحة
cox	*Brassica napus*	13 µmol g^{-1} DW	الجفاف اللوحة
cox	Tobacco	13 µmol g^{-1} DW	اللوحة

FW : وزن طازج، و DW: وزن جاف.

جدول (١٦-١٣): النباتات التى حوّلت وراثيًا لتمثيل الجليسين بيتين، وما أظهرته من تحسن فى تحمل مختلف حالات الشدّ البيئى.

النوع	الجين	أقصى تراكم	صفة التحمل المحسنة
Arabidopsis thaliana	codA	1.2 umol g^{-1} fw	البرودة
	codA	1.2 umol g^{-1} fw	البرودة والملوحة
	codA	1.2 umol g^{-1} fw	الحرارة
	codA	1.2 umol g^{-1} fw	الإضاءة القوية
	codA	1.2 umol g^{-1} fw	الملوحة
	codA	1.2 umol g^{-1} fw	التجمد
	cox	19 umol g^{-1} fw	التجمد والملوحة
Brassica napus	cox	13 umol g^{-1} fw	الجفاف والملوحة
Brassica juncea	codA	0.82 umol g^{-1} fw	الملوحة
Diospyros kaki	codA	0.3 umol g^{-1} fw	الملوحة
Nicotiana tabacum	cox	13 umol g^{-1} fw	الملوحة
	betA	?	الملوحة
	betA/betB	0.035 umol g^{-1} fw	البرودة والملوحة
Oryza sativa	codA	5.3 umol g^{-1} fw	البرودة والملوحة
	betA (modified)	5.0 umol g^{-1} fw	الجفاف والملوحة

وفى عدد من الحالات التى حدث فيها تراكم للجليسين بيتين أظهرت النباتات التى حُوِّلت وراثيًّا قدرة على تحمل شدّ النقص المائى، بما فى ذلك تحمل الملوحة، والبرودة، والتجمد، والجفاف؛ بما يعنى أن هذا المركب "الواقى من الضغط الأسموزى العالى" osmoprotectant – وربما غيره كذلك – يحفز القدرة على تحمل حالات الشدّ التى يحدث بسببها نقص مائى. هذا .. إلاّ إنه لا يعرف وجه التحديد الدور الذى يلعبه الجليسين بيتين، خاصة وأن تراكمه فى النباتات المحولة وراثيًّا لا يزيد عن ١٠٪ من مستوى التراكم الذى يحدث فى النباتات التى يتواجد فيها المركب بصورة طبيعية، مثل

السبانخ، ولا يصل مستواه فى حالات التحول الوراثى إلى المستوى الذى يمكن أن يُسهم به كمنظم أسموزى فى حالات تحمل الشدّ الأسموزى المشاهد (عن Slater وآخرين ٢٠٠٣).

فعلى الرغم من زيادة إنتاج الجليسين بيتين فى النباتات المحولة وراثيًّا لهذا الغرض، فإن ذلك التراكم لم يصل فى النباتات المحولة وراثيًّا إلى مستويات عالية، حيث تراوح بين ٠,٠٣٥ إلى ٥,٣ ميكرومول من الجليسين بيتين لكل جرام وزن طازج من نسيج النبات المحول وراثيًّا، بينما يتراوح التركيز فى النباتات التى يتراكم فيها الجليسين بيتين طبيعيًّا تحت ظروف الشدّ بين ٤، و ٤٠ ميكرومول/جم وزن طازج. ويعتقد بوجود عاملين رئيسين يحدان من تراكم الجليسين بيتين فى النباتات المحولة وراثيًّا، هما: مدى تيسر الكولين choline الطبيعى، وسهولة انتقاله عبر غلاف البلاستيدات الخضراء (Singh ١٩٩٣).

التحول الوراثى بجينات لـ "واقيات أسموزية" أخرى

استعملت فى عمليات التحول الوراثى جينات لواقيات أسموزية osmoprotectants كثيرة أخرى غير تلك المتحكمة فى إنتاج الجليسين بيتين، ومنها الجينات التى تتحكم فى إنتاج كل من: البرولين proline، والمانيتول mannitol، والسوربيتول sorbitol، والتريهالوز trehalose، والـ دى-أونونيتول D-ononitol، والفروكتانات fructans، والجلوتامين glutamine، والأزموتين osmotin. ونقدم فى جدول (١٦-١٤) قائمة بمحاولات استعمال الجينات المتحكمة فى إنتاج تلك المركبات فى عمليات التحول الوراثى وتأثيرها على تحمل مختلف عوامل الشدّ البيئى (عن Slater وآخرين ٢٠٠٣).

جدول (١٦-١٤): أمثلة لحالات تحول وراثي بجينات تتحكم فى إنتاج عدد من الواقيات الأسموزية osmoprotectants (عن Slater وآخرين ٢٠٠٣).

الواقى الأسموزى osmoprotectant	الجينات المستعملة فى التحول الوراثى	النباتات المحولة وراثيًا	تراكم الواقى الأسموزى	حالة تحمل الشدّ البيئى
Proline	Mothbean *P5CS* (Pyrroline carboxylate Synthetase)	التبغ		الملوحة
		الأرز		الجفاف والملوحة
		فول الصويا		الملوحة والحرارة
	P5CS (feedback inhibition) Insensitive)	التبغ	4 mg g^{-1} FW	الملوحة
	Anti-ProDH (proline dehydrogenase)	*Arabidopsis*	0.6 mg g^{-1} FW	الملوحة والتجمد
Mannitol	*E. coli mt1D* (mannitol-1-phosphate dehydrogenase)	*Arabidopsis*	10 µg g^{-1} FW	الملوحة
		التبغ	6 µmol g^{-1} FW	الملوحة
Sorbitol	Apple *s6pdh* (sorbitol-6-phosphate) dehydrogenase)	التبغ		شد التأكسد
		البرسيمون	61.5 µmol g^{-1} FW	الملوحة
Trehalose	Yeast *tps1* (trehalose-6-phosphate synthase, T-6-PS)	التبغ	3.2 µg g^{-1} DW	الجفاف
		البطاطس		الجفاف
	E. coli otsA + otsB (T-6-PS and T-6-P Phosphatase)	التبغ	90 µg g^{-1} FW	الجفاف
D-Ononitol	Ice plant *imtl* (Myo-inositol o-methyltransferase)	التبغ	35 µmol g^{-1} FW	الجفاف والملوحة
Fructans	*B. subtilis sacB*	التبغ	0.35 mg g^{-1} FW	الجفاف
		بنجر السكر	5 mg g^{-1} DW	الجفاف
Glutaminc	GS2 (chloroplastic glutamine synthetase)	الأرز		الملوحة والبرودة
Osmotin	*Osm1-Osm4* (protein accumulation)	التبغ		الجفاف والملوحة

البرولين

نظرًا لأن الإنـزيم Δ[1]-pyrroline-5-carboxylase synthase — الـذى يـتحكم فـى تمثيله الجين P5CS — من *E. coli*، والذى يؤدى إلى تكون البرولين proline .. نظـرًا لأن هـذا الإنـزيم يتعـرض للتثبـيط عنـد إنتـاج الـبرولين (feedback inhibition by proline)، فقد أمكن بتقنية استحداث الطفرات الموجهة لموقـع معـين (site-directed mutagensis) إبدال Phe residue عند الموقـع 129 مـن PSCS — مـن *V. aconitfolia* — بـ Ala residue. أدى ذلـك إلى عـدم تعـرض الـصورة المطفـرة PSCSF129A للـ feedback inhibition. وقد تراكم البرولين فى نباتات التبغ التى حولـت وراثيًّـا بهـذا الجين بمقدار ضعف تراكمه فى النباتات التى حولت وراثيًا بالـ P5CS، وسـاعد ذلـك على نمو بادرات النباتات التى حولت وراثيًا فى بيئة احتوت علـى NaCl حتـى ٢٠٠ مللى مول. كذلك ساعد تراكم البرولين فى خفض الشدِّ التأكسدى الـذى يُحدثـه الـشدِّ الأسموزى (عن Singh ١٩٩٣).

الفروكتان

عندما حول التبغ وراثيًّا بالجين sacB مـن *Bacillus subtilis* الـذى يـشفر لتمثيـل الإنزيم levansucrase، أدى الإنزيم إلى إنتاج الفروكتـان fructan مـن الفراكتـوز. وقـد كان أداء النباتات المحولـة وراثيًّـا أفـضل جوهريًّـا عـن أداء نباتـات الكـنترول تحـت ظروف شدِّ الجفاف، حيث كان نموها أسرع بنسبة ٥٥٪، ووزنـها الطازج أعلى بنسبة ٣٣٪، ووزنها الجاف أعلى بنسبة ٥٩٪ عـن النباتـات غـير المحولـة وراثيًّـا. وتحـت ظروف شدِّ الجفاف وصل تراكم الفروكتان فى النباتات المحولة وراثيًّا إلى ٣٥ مجم/جم وزن طازج؛ أى أعلى بمقدار ٧ أمثال مستوى التراكم فـى نفـس النباتـات فـى ظـروف عدم الشدِّ.

وعندما حولت نباتات بنجر السكر وراثيًّا بـنفس الإنـزيم، تـراكم فيهـا الفروكتـان إلى نحو ٠,٥٪ من وزنها الجـاف بكـل مـن الجـذور والنمـوات الخـضرية، كمـا نمـت تلـك

النباتات بصورة أفضل جوهريًا تحت ظروف الجفاف عن نظيراتها غير المحولة وراثيًا (Singh ١٩٩٣).

المانيتول

لا تحتوى نباتات التبغ والـ *Arabidopsis* — عادة — على مانيتول mannitol، وبتحويلهما وراثيًا بالجين mt1D — من *E. coli* — الذى يشفر لتمثيل الإنزيم mannitol-1-phosphate dehydrogenase قاما بإنتاج المانيتول بتركيزات وصلت إلى ٦ ميكروجرام/جم وزن طازج بأوراق بعض نباتات التبغ، ووصلت إلى قريب من ٣ ميكروجرام/جم وزن طازج بأوراق نباتات الـ *Arabidopsis*. وقد أظهرت نباتات التبغ المحولة وراثيًا لإنتاج المانيتول زيادة فى تحملها للملوحة، إلا أنها كانت تقل فى أحجامها عن أحجام النباتات التى لم تحول وراثيًا بنحو ٢٠٪–٢٥٪ تحت نفس الظروف. وفى المقابل فإن شدِّ الملوحة (١٥٠ مللى مول كلوريد صوديوم) قلل الوزن الجاف للنباتات غير المحولة وراثيًا بنسبة ٤٤٪، بينما لم يكن له تأثير على النباتات التى حولت وراثيًا (Singh ١٩٩٣).

كما أمكن تحويل الباذنجان وراثيًا بالجين البكتيرى mtlD (الذى يُعرف باسم mannitol-1-phosphodehydrogenase gene). كانت النباتات المحولة وراثيًا أكثر قدرة على تحمل الملوحة العالية، والجفاف، والبرودة عن نظيراتها التى لم تحول وراثيًا دون حدوث أى تغير مورفولوجى بها باستثناء زيادة المحتوى الكلوروفيلى للأوراق فى بعض السلالات المحولة (Prabhavathi وآخرون ٢٠٠٢).

الـ D-Ononitol

أدى تحويل التبغ وراثيًا بالجين imt1 من نبات الثلج *Mesembryanthemum crystallinum*، الذى يشفر لتمثيل الإنزيم D-myo-inositol methyltransferase إلى تراكم الكحول السكرى D-ononitol بها إلى تركيزات زادت عن ٣٥ ميكرومول/جم وزن طازج فى السيتوبلازم تحت ظروف الشدِّ الملحى أو شدِّ الجفاف، كما كان تثبيط

تثبيت ثانى أكسيد الكربون فيها أثناء البناء الضوئى تحت ظروف الشدّ الملحى أو شدّ الجفاف أقل مما حدث فى النباتات التى لم تحول وراثيًّا (Singh ١٩٩٣).

السوربيتول

استخدم الجين S6PDH – من التفاح – الذى يشفر لتمثيل الإنزيم sorbitol-6-phosphate dehydrogenase فى التحويل الوراثى للبرسيمون؛ مما أدى إلى زيادة إنتاجه من السوربيتول sorbitol إلى ١٤,٥–٦١,٥ ميكرومول/جم وزن طازج، وكان تثبيط البناء الضوئى فى النباتات التى حولت وراثيًّا – تحت ظروف الشدّ الملحى – أقل مما فى النباتات التى لم تحول وراثيًّا تحت نفس الظروف (Singh ١٩٩٣).

التريهالوز

يؤدى تعرض النباتات لظروف بيئية قاسية مثل الجفاف والملوحة العالية إلى تراكم مركبات عضوية متنوعة ذات وزن جزيئى منخفض تعرف باسم المواد الذائبة المتوافقة compatible solutes، أو الـ osmolytes. ومن أمثلة تلك المركبات التريهالوز trehalose – وهو ما يعرف بثنائى السكر المبهم للجلوكوز (α-D-glucopyranosyl α-D-gucopyranoside)، والذى يتراكم فى عديد من الكائنات، والتى منها: البكتيريا والخمائر والحيوانات اللافقارية تحت ظروف شدّ متنوعة. ويعمل التريهالوز – وهو سكر غير مختزل – كمادة ذائبة متوافقة تحمى الأغشية البلازمية والبروتينات، وتوفر حماية ضد الفقد الرطوبى. ويستدل من بعض الدراسات أن التريهالوز يثبت البروتينات مباشرة على حالتها الأصلية ويقلل تجمع البروتين المدنتر.

وفى الخميرة *Saccharomyces cerevisiae* يرتبط تراكم التريهالوز بتحمل الحرارة، وبالمقاومة لشدّ البرودة والجفاف، وبحماية الخلايا من المركبات النشطة فى الأكسدة.

أمكن تحويل الطماطم وراثيًّا بجين الخميرة trehalose-6-phosphate synthase (الذى يأخذ الرمز TPS1)، وأظهرت النباتات المحولة وراثيًّا زيادة فى سمك السيقان، وزيادة فى

سمك ودكنة اللون الأخضر للأوراق، وانتصاب للفروع، وزيادة فى محتوى الأوراق من الكلوروفيل والنشا عما فى النباتات غير المحولة وراثيًّا. وقد أظهرت النباتات المحولة وراثيًّا زيادة فى قدرة تحملها لكل من الجفاف والملوحة العالية والشدّ التأكسدى عما فى نظيراتها غير المحولة وراثيًّا؛ بما يعنى أن التحورات الكربوهيدراتية التى نتجت جراء تمثيل التريهالوز ربما كان لها دور فى تحمل حالات الشدّ تلك (Cortina & Culianez-Macia ٢٠٠٥).

وأدى التحويل الوراثى لنباتات التبغ والبطاطس بالجين TPS1 — المتحصل عليه من الخميرة — والمسئول عن التشفير للإنزيم trehalose-6-phosphate synthase إلى زيادة إنتاجها من التريهالوز trehalose، مع تحسين تحملها لظروف الجفاف، إلاّ أن زيادة تراكم التريهالوز فيها كان مصاحبًا بتقزم فى النمو وانخفاض فى مستوى السكروز (Singh ١٩٩٣).

التحول الوراثى بجينات تتحكم فى إنتاج مضادات الأكسدة

يترتب على غالبية حالات الشدّ (غير البيولوجى والبيولوجى) شدًّا تأكسديًّا oxidative stress، وعلى الرغم من أن الشد التأكسدى يحدث بصورة مباشرة من جراء التلوث بالأوزون أو الأشعة المؤينة، إلاّ أنه يحدث – غالبًا – كأثر ثانوى لأنواع كثيرة من الشدّ تتراوح ما بين الإصابة بالكائنات المرضة إلى العوامل المحدثة لشدّ النقص المائى. وينشأ الشدُّ التأكسدى نتيجة لإنتاج free radicals، وما يعقب ذلك من حدوث لسلسلة من التفاعلات الضارة.

تحتوى النباتات على عدد من الإنزيمات التى يمكنها تحويل المركبات ذات القابلية الشديدة للتأكسد إلى مركبات أخرى أقل قابلية. ومن أهم الإنزيمات فى هذا الشأن كلاًّ من: الـ superoxide dismutase، والـ catalase، والـ peroxidases. كما يوجد – أيضًا – مركبات مضادة للأكسدة antioxidants تتفاعل مع المركبات النشطة فى الأكسدة؛ لتحولها إلى مركبات غير ضارة. ومن أهم تلك المركبات ثلاثة فيتامينات، هى: البيتا كاروتين β-carotene (بادئ فيتامين أ)، وحامض الأسكوربيك ascorbic acid (فيتامين

جـ)، والألفا توكوفيرول α-tocopherol (فيتـامين هــ). ومـن مـضادات الأكـسدة الهامـة الأخرى الجلوتاثايون glutathione، والزيازانثين zeaxanthin.

ولقد وجد أنه يمكن الحد من أضرار الشدِّ التأكسدى بإحدى استراتيجيتين، هما: إما بزيادة مستوى الإنزيمات التى تعمل على التخلص من المركبات النشطة فى الأكسدة، وإما بزيادة مستوى مضادات الأكسدة التى تتفاعل مع المركبات النشطة فى الأكسدة.

ولقد أمكـن إجـراء عمليـات تحـول وراثـى بثلاثـة مـن الإنزيمـات، هـى ascorbate peroxidase، و glutathione peroxidase، و glutathione reductase، حيث نقلت إلى الــ *Arabidopsis* والتبـغ (جـدول ١٦-١٥)؛ مما أدى إلى زيـادة قـدرتها علـى تحمـل مختلف حالات الشدِّ غير البيولوجى، مثل: الحرارة العالية، والبرودة، والملوحـة، كمـا وفر الـ glutathione reductase - كذلك - مقاومـة للـشدِّ التأكـسدى النـاتج مـن المعاملـة بالباراكوات paraquat (عن Slater وآخرين ٢٠٠٣).

ووجـد أن التحـول الـوراثى للكرنـب الـصينى بجينـى الـذرة Cu/ZnDOS (مـضاد للأكسدة)، و CAT (تحمل الملوحة) — معًا فـى آن واحـد — يكـسبان الكرنـب الـصينى قدرة على تحمل ثانى أكسيد الكربون حتى تركيز ٤٠٠ جـزء فـى البليـون (حيـث كـان الضرر الحادث جراء التعرض لهذا التركيز ١/٦ الضرر الذى حدث فـى النباتـات التـى لم تحول وراثيًا)، وتحمل تركيز ٢٠٠ مللى مول من كلوريد الصوديوم لمدة ٤ أسابيع (حيث لم تنخفض القدرة على البناء الضوئى سوى بنسبة ٦٪ مقابـل انخفـاض قـدره ٧٢٪ فـى النباتات التى لم تحول وراثيًّا (Tseng وآخرون ٢٠٠٧أ).

كما أظهرت نباتات البرسيم الحجازى التى حوِّلت وراثيًّا بالــsuperoxide dismutase (اختصارًا: SOD) (الذى له القدرة على تخلـيص الجـذور مـن المركبـات الكيميائيـة التـى تحتوى على أكسجين حر من سميتهـا بتحويلـها إلى فـوق أكـسيد الأيـدروجين وأكـسجين جزيئى) .. أظهرت تحسنًا فى تحمل الجفاف، مـع قـوة نمـو فـى ظـروف شـدِّ التجمـد، وزيادة فى القدرة على البقاء تحت ظروف الحقل (عن Liu وآخرين ٢٠١١).

جدول (١٦–١٥): الجينات التى استعملت فى عمليات التحول الوراثى لتحمل الشدّ التأكسدى (عن Slater وآخرين ٢٠٠٣).

الجين	النبات المحول وراثيًا	حالة التحمل للشدّ البيئى
Mitochondrial Mn-SOD Tobacco	Alfalfa chloroplast	2X increase in SOD. Increased field drought tolerance. Increased freezing tolerance
Mitochondrial Mn-SOD Tobacco	Alfalfa chloroplast	2-4X increase in SOD. Increased ozone tolerance
Mitochondrial Mn-SOD Tobacco	Tobacco mitochondria	8X increase in SOD. No effect on ozone tolerance
Mn SOD	Canola	Increased aluminium tolerance
Chloroplast Cu/Zn-SOD Pea	Tobacco chloroplast	3-15X increase in SOD. Increased tolerance to high light and chilling
Cytosolic Cu/Zn-SOD	Tobacco cytosol	1.5-6X increase in SOD. Reduced damage from acute ozone exposure
Fe-SOD *Arabidopsis*	Tobacco	Protected plants from ozone damage
Apx3 (ascorbate peroxidase)	Tobacco	Increased protection against oxidative stress
Apx1 (ascorbate peroxidase)	*Arabidopsis*	Heat tolerance
GST/GPX (glutathione S-transferase with glutathione peroxidase)	Tobacco	Increased stress tolerance
Nt107 (glutathione S-transferase)	Tobacco	Sustained growth under cold and salinity stress
ParB (glutathione S-transferase)	*Arabidopsis*	Protects against aluminium toxicity and oxidative stress
NtPox (glutathione peroxidase)	*Arabidopsis*	Protects against aluminium toxicity and oxidative stress
Glutathione reductase *E. coli*	Tobacco chloroplast	3-6X increase in foliar GR. Increased tolerance to SO_2 and paraquat
Glutathione reductase *E. coli*	Tobacco cytosol	1-35X increase in GR. Increased tolerance to paraquat
Glutathione synthetase *E. coli*	Poplar cytosol	100X increase in GS. GSH not increased. No effect on paraquat tolerance
MsFer Alfalfa ferritin	Tobacco	Increased tolerance to oxidative damage caused by excess iron

SOD, superoxide dismutase; GST, glutathione S-transferase; GPX, glutathione peroxidase; GR, glutathione reductase; GS, glutathione synthetase; GSH, glutathione.

التحويل الوراثى بالجينات التى تتحكم فى إنتاج بروتينات الـ LEA

يُعبر عن الجينات المسئولة عن تمثيل بروتينات خاصة خلال المراحل المتأخرة لتكوين الأجنة — والتى تعرف باسم late embryogenesis abundant (اختصارًا : LEA) .. يُعبَّر عنها بدرجة عالية خلال المراحل المتأخرة لتكوين البذور فى ظروف النمو الطبيعية، إلا أن عديدًا من جينات الـ LEA كثيرًا ما يُعبَّر عنها فى الأنسجة الخضرية لدى تعرض النباتات لشدٍّ بيئى.

تنشط الجينات المسئولة عن تكوين الـ LEA proteins فى ظروف الشدِّ الأسموزى. ولقد افترض أن الـ LEA proteins تلعب دورًا فى تحمل الفقد الرطوبى أثناء تكوين البذور، كاستجابة لهذا الفقد، وكذلك استجابة لزيادة شدِّ الملوحة وشدِّ البرودة، ربما من خلال إدامتها لتركيب البروتينات أو الأغشية، أو خلبها للأيونات، أو ارتباطها مع الماء أو عملها ككاسحات (منظفات) chaperons جزيئية.

ولقد عُرِفَ لفئتين من تلك البروتينات دورًا وظيفيًا فى تحمل الشدِّ، وهما مجموعة بروتين 3LEA من الشعير، ومجموعة بروتين 4LEA من الطماطم، ولقد وجد أن الأرز المحول وراثيًا بجين HVA1 الخاص ببروتين الشعير 3LEA كان أكثر تحملاً لكل من الملوحة والتجمد (Zhang وآخرون ٢٠٠٠).

يُعبر عن أحد هذه الجينات – وهو LE25 – فى أوراق الطماطم وجذورها استجابة للنقص الرطوبى وتراكم حامض الأبسيسك. ولقد درست وظيفة هذا الجين وتأثير التعبير عنه فى الخميرة *Saccharomyces cerevisiae* بعد تحويلها وراثيًا، حيث أظهرت الخميرة عدة استجابات لنوعيات مختلفة من الشدِّ البيئى، منها: تحسن النمو فى بيئة تحتوى على ١,٢ مولار كلوريد صوديوم، مقارنة بمدى نمو نظيراتها غير المحولة وراثيًا فى الظروف ذاتها، هذا .. إلاّ إنه لم يحدث لها تحسن فى النمو فى بيئة تحتوى على ٢ مولار سوربيتول sorbitol. كذلك أظهرت الخميرة المحولة وراثيًا قدرة أكبر على البقاء بعد التعرض للتجمد، ولكن ليس بعد التعرض لظروف الحرارة العالية (Imai وآخرون ١٩٩٦).

ولقد أدى تحويل الكرنب الصينى وراثيًا بجين LEA من *Brassica napus* إلى زيادة قدرة النباتات على النمو تحت ظروف الجفاف والملوحة معبرًا عن ذلك بتأخر ظهور أعراض أضرار حالات الشدّ تلك، كما ظهرت — أيضًا — فى صورة تحسن سريع فى استعادة النمو بعد زوال حالة الشدّ (Park وآخرون ٢٠٠٥).

كما وجد أن Em — وهو بروتين LEA من القمح — يعمل كجزئ حامٍ من الضغط الأسموزى العالى فى *S. cerevisiae* المحولة وراثيًا. وأدى التعبير عن HVA1 — وهى مجموعة رقم ٣ من بروتين LEA من الشعير — أدى التعبير عنها فى الأرز إلى إكسابه صفتى القدرة على تحمل شدّ النقص المائى وشد الملوحة العالية، كما أدى التعبير عنها فى القمح إلى زيادة إنتاجه من الكتلة الحيوية، وزيادة كفاءة استخدامه للمياه تحت ظروف شدّ نقص الماء. وتعد مجموعة ٣ لجينات الـ LEA غاية فى الأهمية فى المحاصيل الحقلية بصورة عامة (عن Park وآخرين ٢٠٠٥).

أهمية دراسات الـ QTLs فى تحديد مواقع جينات تحمل الظروف البيئية القاسية

الدراسات على الطماطم كمثال

على الرغم من تحقيق بعض التقدم فى تحسين التحمل لبعض الظروف البيئية القاسية بطرق التربية التقليدية، فإن التقدم لم يكن مشجعًا نظرًا للطبيعة المعقدة لصفات التحمل تلك؛ الأمر الذى يُعطى أهمية كبيرة لدراسات الـ Quantitative Trait Loci (اختصارًا: QTL) التى تمكن الباحثين من تحديد مواقع الجينات التى تتحكم فى مختلف الصفات ذات العلاقة بصفة التحمل. ونتناول — فيما يلى — أهم الدراسات التى أجريت فى هذا الشأن على محصول الطماطم.

تحمل الملوحة

نظرًا لأن تحمل الملوحة فى الطماطم يتباين باختلاف مرحلة النمو، فقد بُذلت

الجهود لتحديد الجينات التى قد تكون مسئولة عن خاصية التحمل فى مراحل نمو مختلفة، مثل مراحل إنبات البذور، والنمو الخضرى والمراحل التالية لذلك؛ الأمر الذى قد يفيد فى تهريم (تجميع) تلك الجينات فى تركيب وراثى واحد يكون أكثر قدرة على تحمل الملوحة.

شملت الدراسة على تحمل إنبات البذور للملوحة تلقيحات بين الطماطم وكل من *L. pennelli*، و *L. pimpinellifolium*، وأظهرت أن بعض الـ QTLs كانت مشتركة بين النوعين (٨ جينات على الكروموسومات ١، ٢، ٣، ٧، ٨، ٩، ١٢ فى كلا النوعين)، بينما كان بعضها الآخر خاص بنوع معين دون الآخر.

ويعتبر تحمل الملوحة خلال مرحلة النمو الخضرى أكثر أهمية، وأكثر تعقيدًا عنه خلال مرحلة إنبات البذور، ويستدل من الدراسات التى أجريت على تلقيحات بين الطماطم والنوع البرى *L. pimpinellifolium* أن تلك الصفة يتحكم فيها أكثر من جين واحد (٤–٧ مواقع جينية). كذلك أوضحت الدراسات على تحمل الملوحة أثناء مرحلة التكاثر الجنسى معبرًا عنها بعدد الثمار ووزن الثمرة ومحصول الثمار — والتى اعتمدت على تلقيحات بين الطماطم والنوع البرى *L. pimpinellifolium* — تحكم عديد من الجينات فيها.

تحمل البرودة

اعتمدت دراسات تحمل البرودة على صفات القدرة على الإنبات (التى استعمل فيها النوع البرى *L. pimpinellifolium* فى تلقيحات مع الطماطم)، والنمو الخضرى وذبول النمو الخضرى وقدرة الجذور على امتصاص الأمونيوم تحت ظروف شد البرودة (التى استعمل فيها النوع البرى *L. pimpinellifolium* فى تلقيحات مع الطماطم)، وتبين وجود ٣–٥ جينات تتحكم فى الصفة الأولى (وتقع على كروموسومات أرقام: ١، ٢، ٣، ٤، ٨، ١٢)، و ٣–١٠ جينات تتحكم فى مجموعة الصفات الثانية (وتقع على كروموسومات أرقام: ١، ٢، ٣، ٤، ٨، ٩، ١٢).

تحمل الجفاف

اعتمدت دراسات تحمل الجفاف على صفتى إنبات البذور (والتى استعمل فيها النوع البرى *L. pimpinellifolium* فى تلقيحات مع الطماطم)، وكفاءة استخدام المياه WUE (والتى استعمل فيها النوع البرى *L. pimpinellifolium* فى تلقيحات مع الطماطم)، وتبين منها تحكم ٤–٨ جينات فى الصفة الأولى (تقع على كروموسومات أرقام: ١، ٢، ٣، ٤، ٨، ٩، ١٢)، وثلاثة جينات فى الصفة الثانية لم تحدد مواقعها.

العلاقة بين صفات التحمل لمختلف حالات الشدّ

أوضحت الدراسات التى أجريت على إنبات البذور كدليل على تحمل حالات الشدّ أن بعض الـ QTLs كانت غير متخصصة لحالة شدٍّ معينة، حيث أكسبت النباتات تحملاً لكل من شدّ الجفاف وشدّ البرودة وشدّ الملوحة، بينما كانت QTLs أخرى متخصصة لحالة شدٍّ بعينها. ولا شك أن هذه النوعية من الدراسات يمكن أن تفيد — ليس فقط فى تفهم الأساس الفسيولوجى لتحمل مختلف حالات الشدّ — وإنما — كذلك — فى تحديد جينات مماثلة تُكسب النباتات صفة التحمل خلال مختلف مراحل تطورها؛ بما يقود إلى احتمال إنتاج نباتات تتحمل أكثر من حالة شدٍّ واحدة (Foolad ٢٠٠٧).

أمثلة من دراسات متنوعة

يبين جدول (١٦–١٦) أعداد الـ QTLs التى تستعمل فى تعرف جينات تتحكم فى صفات مرغوب فيها ويراد الانتخاب لها) لبعض الصفات النباتية ذات العلاقة بتحمل بعض ظروف الشدِّ البيئى.

جدول (١٦-١٦): أعداد الـ quantitative trait loci (اختصارًا: QTL، وهى التى تستعمل فى تعرف جينات تتحكم فى صفات مرغوب فيها ويُراد الانتخاب لها) لبعض الصفات النباتية ذات العلاقة بتحمل بعض ظروف الشدِّ البيئـىَ Quantitative trait loci (QTL) for stress resistance – ٢٠٠٧ –الإنترنت].

الصفة	المحصول	التلقيح	العشيرة المرباة	عدد الـ QTL
أولاً: صفات استجابات النموات الجذرية والخضرية فى ظروف الجفاف				
التركيب البنائى للجذور والحصول على الماء	الخس	Salians x UC92G489	F2	١٣
اتجاه وضع الورقة	الذرة	Ac7643 and Ac7729/TZSR	RIL	٥
طول الجذور وأعدادها وسمكها	الأرز	IR58821 x IR52561	RIL	٢٨
الصفات المظهرية للجذور وتوزيعها	الأرز	IR64 x Azucena	DHL	٣٩
الصفات المظهرية للجذور وطول خلية الجذر	الأرز	Azucena x Bala	F_2	٢٤
سمك الجذور ودليل اختراقها للتربة	الأرز	CT993 x IR62266	DHL	٥
سمك الجذور ودليل اختراقها للتربة	الأرز	IR64 x Azucena	DHL	١٢
عدد الخلفات وعدد الجذور وسمكها ووزنها الجاف	الأرز	CO39 x Moroberekan	RIL	١٨
عدد الخلفات وعدد الجذور وقدرتها على اختراق التربة	الأرز	CO39 x Moroberekan	RIL	٣٩
عدد الخلفات ونسبة عدد الجذور الكلى إلى عدد الجذور المخترقة	الأرز	Azucena x Bala	RIL	١٨
ثانيًا: صفات الضبط الأسموزى				
الضبط الأسموزى فى ظروف الجفاف	الشعير	Tadmor x Er/Amp	RIL	١٢
الضبط الأسموزى فى ظروف الجفاف	الأرز	CT9993 x IR62266	DHL	٥
التنظيم الأسموزى فى ظروف الجفاف	دوار الشمس	'PAC2' x 'RHA266'	RIL	١ رئيسى + ٤
التنظيم الأسموزى فى ظروف الجفاف	القمح	Songlen x Cobdor4/3Ag14	RIL	١

تابع جدول (١٦-١٦).

الصفة	المحصول	التلقيح	العشيرة المرباة	عدد الـ QTL
ثالثًا: صفات تحمل النبات الكامل والمحصول للجفاف				
تحمل البادرات لفقد الرطوبة	الشعير	Mona x *H. spontaneum*	F_4	٧
صفات تجنب الفقد المائى وتحمله	الأرز	IR58821 x IR52561	RIL	١٨-٣٨
التفاف الأوراق وجفافها ومعدل النمو	الأرز	IR64 x Azucena	DHL	٤٢
الصفات المورفولوجية والفسيولوجية	الأرز	IR64 x Azucena	DHL	15
المحصول ومكوناته فى ظروف الجفاف	الأرز	Bala x Azucena	RIL	٣١
رابعًا: الاستجابات الهرمونية فى ظروف الجفاف				
تركيز حامض الأبسيسك فى الأوراق	الأرز	Os420 x IABO78	F3	١٦
حجم الورقة وتراكم حامض الأبسيسك فيها	الأرز	IR20 x 63-83	F2	١٧
تركيز حامض الأبسيسك	القمح	Chimese Spring x Ciano 67	DHL F2	١
خامسًا: استخدام المياه ونشاط البناء الضوئى فى ظروف الجفاف				
تكوين الجذور العرضية تحت ظروف الغدق	الذرة	CV B64 x teosinte	F2	٢
التفاف الأوراق وتوصيل الثغور	الأرز	Azucena x Bala	F2	٨
المحصول والنضج وكفاءة استخدام الماء	فول الصويا	Minsoy x Noir 1	RIL	٣
البناء الضوئى والوضع المائى	دوار الشمس	PAC2 x RHA266	RIL	١٩
سادسًا: ثبات الأغشية الخلوية				
العقم الذكرى السيتوبلازمى فى ظروف الجفاف	الأرز	CT9993 x IR62266	DHL	٩
سابعًا: تحمل الغمر بالماء والغدق والأغراق				
تحمل الغدق وصفات الجذور والنموات الخضرية	الذرة	HZ32 x K12	F2:F3	حتى ٣٤
تكون الخلايا المساعدة على نفاذ الهواء aerenchyma	الذرة	B64 x teosinte	F2	٤

تابع جدول (١٦-١٦).

الصفة	المحصول	التلقيح	العشيرة المرباة	عدد الـ QTL
الإنبات في ظروف الحرارة المنخفضة ونقص أكسجين الأنسجة	الأرز	USSR5 (japonica) x N22 (indica)	F2	١١، ٢
استطالة الأوراق والسلاميات في ظروف الغمر بالماء	الأرز	IR74 x Jalamagna	RIL	٢٥
تحمل الغمر بالماء	الأرز	IR74 x FR13A	RIL	٤
القدرة على البقاء في ظروف الإغراق	القمح	Forno x Oberkulmer	RIL	٥
ثامناً: تحمل الملوحة				
استبعاد الصوديوم	القمح	Low Na^+/Tamaroi		١
النمو في الماء الملحي	الأرز	Nipponhare x Kasalath	BIL	٢٧
امتصاص الصوديوم والبوتاسيوم وتركيزهما	الأرز	Nona Bokra x Pokkali //IR4630 x IR10167	RIL	١٦
محصول الثمار	الطماطم	2 *Solanum* populations	RIL	٨
تحمل الملوحة	القمح	Opata85 x W7984	RIL	٤٧
تاسعًا: تحمل البرودة				
تقسية الشتاء والنمو الخريفي وأضرار التحمل	البرسيم الحجازي	Blazer XL 17 x Peruvian 13	BC	١٤
تحمل البرودة	الشعير	Nure x Tremois	DH	١
تحمل التجمد	الموالح	*C. grandis* x *P. trifoliate*	F1	١+
القدرة على البقاء في الحقل شتاءً	العدس	WA8649090/Precoz	RIL	١-٣
تحمل البرودة في النمو والتطور	الذرة	Lo964 x Lo1016	F2-F4	٢٠
البناء الضوئي في ظروف الحرارة المنخفضة	الذرة	Ac7643 x Ac7729/TZSRW	RIL	٨
تحمل التثبيط الضوئي المستحث بالحرارة المنخفضة	الذرة		F2: 3	٣
قوة النمو المبكرة واصفرار الأوراق وتلون الأوراق بالقرمزي وأضرار الصقيع	الذرة	SL x TH	DHL	حتى ٢٨
تحمل البادرات للحرارة المنخفضة	الأرز	M-202 x IR50	RIL and F5:F10	١

تابع جدول (١٦-١٦).

الصفة	المحصول	التلقيح	العشيرة المرباة	عدد الـ QTL
تحمل الحرارة المنخفضة	الأرز	Norin-PL8 x Silewah	NIL	٢
تحمل البادرارت للحرارة المنخفضة	الأرز	Tolerant japonica/Sensitive indica	RIL	٣ + ثانوية
تحمل الحرارة المنخفضة فى محصول البذور	فول الصويا	Hayahikari x Toyomusume	RIL	٣
تحمل الحرارة المنخفضة	الطماطم	*L. esculentum* x *L. hirsutum*	NIL	١
ذبول النمو الخضرى وامتصاص الأمونيوم	الطماطم	TS5 x LA1778	BC	١٥
عاشرًا: تحمل الحرارة العالية				
تحمل الحرارة العالية فى صفة امتلاء الحبوب	القمح	Ventor/Kari92	F1-F2-F3	٢
حادى عشر: استمرار اللون الأخضر (عدم الشيخوخة)				
استمرار الاخضرار ومحتوى الكلوروفيل	الأرز	Mutagenesis of Hwacheong-wr	طفرة	١
استمرار الاخضرار	السورجم	B35 x Tx7000	RIL	٤
استمرار الاخضرار ومحتوى الكلوروفيل	الذرة الرفيعة	B35 x TX7000	RIL	١٣
استمرار الاخضرار وتحمل الجفاف قبل الإزهار	الذرة الرفيعة	SC56 x TX7000	RIL	٩
ثانى عشر: تحمل نقص العناصر				
نقص المنجنيز	الشعير	Aagi Nijo x W12585	F2	١
كفاءة امتصاص الفوسفور	الفاصوليا	DOR364/G19833	RIL	٦
كفاءة امتصاص الفوسفور وصفات الجذور ذات العلاقة	الفاصوليا	DOR364/G19833	RIL	٢٦
نقص البورون	*Brassica napus*	Qingyou10 x 'Bakow'	F2	٤
نشاط إنزيم الـ acid phosphatase	الأرز	IR20 x IR55178-3B-9-3	RIL	٦
نقص النيتروجين	الأرز	Zhenshan 97 x Minghui 63	RIL	٤-٨
امتصاص الفوسفور	الأرز	Nipponbare/Kasalath	NIL	٤
امتصاص الفوسفور	الأرز	Nipponbare/Kasalath	F2/F3 NIL	١

تابع جدول (١٦-١٦).

الصفة	المحصول	التلقيح	العشيرة المرباة	عدد الـ QTL
تحمل نقص الزنك	الأرز	IR74 x Jalmagna	RIL	٢-٤
اصفرار نقص الحديد	فول الصويا	Pride B216 x A15, Anoka x A7	F2	١٠, ١٩
اصفرار نقص الحديد	فول الصويا	Pride B216 x A15, Anoka x A7	F2	٧ ، ٤
تحمل نقص الفوسفور	فول الصويا	Kefeng x Nanong 1138-2	RIL	٧
نقص المنجنيز	القمح	Stojocri 2 x Hazar	F2	١
تحمل نقص الفوسفور	القمح	Lovrin 10 x Chinese Spring	DHL	كثير
ثالث عشر: تحمل سمية العناصر				
تحمل سمية الألومنيوم	البرسيم الحجازى	PI 440501-2 x PI 464724-25	BC1/F1	٣
تحمل سمية الألومنيوم	الشعير	Yambla x WB229	F2	١
تحمل سمية البورون	الشعير	Sahara3771 x Clipper	DHL	٤
تحمل سمية الألومنيوم	الذرة	L53 (susceptible) x L1327 (resistant)	F3/F4	٥
تحمل سمية الألومنيوم	الأرز	Azucena x IR1552	RIL	٨
تحمل سمية الألومنيوم	الأرز	Chiembau x Omon 269-65	F3	٢٠
تحمل سمية الحديد	الأرز	Nipponbare x Kasalath	BC lines	٤
تحمل سمية المنجنيز	الأرز	Azucena x IR1552	RIL	٨
تحمل سمية الزنك	الأرز	Asominori x IR24	RIL	٣
تحمل سمية الألومنيوم	الراى	M39A-1-6 x M77A-1	RIL	٣
تحمل سمية الألومنيوم	فول الصويا	Young x PI416937	F4	١١
تحمل سمية المنجنيز	فول الصويا	Essex x 'Forrest	RIL	١١
تحمل سمية الألومنيوم	القمح	Bh1146 x Anahuac	RIL	١
تحمل سمية النحاس	القمح	W7984 x Opata 85	RIL	١

DHL: أحادى مضاعف double haploid.

RIL: سلالات مرباة داخليًّا recombinant inbred lines.

BC: تلقيح رجعى backcross.

BIL: سلالات رجعية مرباة داخليًّا backross recombinant inbred lines.

NIL: سلالات ذات أصول وراثية متشابهة تقريبًا near-isogenic lines.

وتفيد تقنية الـ DNA MAS كوسيلة لتحسين سرعة وكفاءة برامج التربية لأن الاختبار لا يعتمد على مرحلة النمو، ولا يتأثر بالعوامل البيئية، ولا توجد تأثيرات سيادة، ويمكن استخدامه بكفاءة فى أجيال التربية المبكرة.

ويتعين توفر عاملين لفاعلية استراتيجية الـ MAS، هما: أن تكون المعلمات مرتبطة بقوة (١-٢ سنتى مورجان cM) بالجينات الرئيسية المرغوب فيها، وأن ترتبط الآليلات المعلمة بالجينات المرغوب فيها بانتظام فى كل عشائر التربية.

ولعل أكثر استخدام للمعلمات هو فى برامج التربية بالتهجين الرجعى؛ ليمكن انتخاب الأنسال التى يقل فيها الارتباط بين الجينات المزغوب فيها وتلك التى تنتقل معها من الأب المعطى، والتى لا يكون مرغوبًا فيها.

كذلك تستعمل استراتيجية الـ MAS فى الانتخاب للصفات الكمية.

مصادر الكتاب

جاتيك، جوليوس (١٩٨٥). علم البساتين. ترجمة جميل فهيم سوريال وآخرين. الدار العربية للنشر والتوزيع — القاهرة — ٦٥٩ صفحة.

حسن، أحمد عبدالمنعم (١٩٩٧). أساسيات وفسيولوجيا الخضر. المكتبة الأكاديمية — القاهرة — ٥٩٦ صفحة.

حسن، أحمد عبدالمنعم (١٩٩٨). إنتاج الطماطم. الدار العربية للنشر والتوزيع — القاهرة — ٤٩٦ صفحة.

حسن، أحمد عبدالمنعم (٢٠١٠). تداول الحاصلات البستانية: تكنولوجيا وفسيولوجيا ما بعد الحصاد. الدار العربية للنشر والتوزيع — القاهرة — ٥٤٨ صفحة.

حسن، أحمد عبدالمنعم (٢٠١١). تكنولوجيا وفسيولوحيا ما بعد حصاد الخضر الثمرية: التداول والتخزين والتصدير. الدار العربية للنشر والتوزيع — القاهرة — ٤٥٢ صفحة.

الحمادى، مصطفى (١٩٧٣). تحسين أصناف الفاكهة فى مصر. الندوة العلمية الثانية، جمعية فلاحين البساتين المصرية — ٤ من أبريل ١٩٧٣ — القاهرة.

Agarwal, S. and A. Grover. 2006. Molecular biology, biotechnology and genomics of flooding–associated low O_2 stress response in plants. Critical Reviews in Plant Sciences 25: 1-21.

Agbicodo, E. M., C. A. Fatokun, S. Muranaka, R. G. F. Visser, and C. G. van der Linden. 2009. Breeding drought tolerant cowpea: constraints, accomplishments, and future prospects. Euphytica 167: 353-370.

Ahmad, R. 1997. Cultivation of salt tolerant conventional and halophytic plants under saline environments, pp. 403-412. In: P. K. Jaiwal, R. P. Singh, and A. Gulati (eds.). Strategies for improving salt tolerance in higher plants. Science Pub., Inc., Enfield, New Hampshire, USA.

Ahmadi, H., R. S. Bringhurst, and V. Voth. 1990. Modes of inheritance of photoperiodism in *Fragaria*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 115: 146-152.

Ainsworth, E. A. and D. R. Ort. 2010. How do we improve crop production in a warming world?. Plant Physiology 154: 526-530.

Anastasio, G., P. Pellicer, M. S. Catala, J. Costa, G. Palomores, and F. Nuez. 1988. A survey of wild *Lycopersicon* species for salt tolerance based on growth parameters. Tomato Genet. Coop. Rep. 38: 5-7.

Anastasio, G., G. Palmores, F. Nuez, M. S. Castala, and J. Costa. 1988. Salinity responses among wild cucurbits. Cucurbit Genet. Coop. Rep. 11: 91-92.

Andrade, J. L., A. Larqué-Saavedra, and C. L. Trejo. 1995. Proline accumulation in leaves of four cultivars of *Phaseolus vulgaris* L. with different drought resistance. Phyton (Buenos Aires) 57(2): 149-157.

Aoki, S. 1990. Measurement of heat sensitivity in cucumber leaves by chlorophyll fluorescence method. Tropical Agriculture Research Series No. 23: 239-247.

Aoki, S., M. Oda, and K. Hosino. 1989. Varietal differences in chilling-induced depression of photosynthesis and leaf growth in cucumber seedlings. J. Jap. Soc. Hort. Sci. 58(1): 173-179.

Arasimowicz, M. and J. Floryszak-Wieczorek. 2007. Nitric oxide as a bioactive signaling molecule in plant stress responses. Plant Science 172: 876-887.

Araujo, A. P., M. G. Teixeira, and D. L. de Almeida. 1998. Variability of traits associated with phosphorus efficiency in wild and cultivated genotypes of common bean. Plant and Soil 203(2): 173-182.

Argyris, J. et al. 2011. A gene encoding an abscisic acid biosynthetic enzyme (LsNCED4) collocates with the high temperature germination locus Htg6.1 in lettuce (*Lactuca* sp.). Theor. Appl. Genet. 122: 95-108.

Arihara, A., R. Kumagai, H. Koyama, and K. Ojima. 1991. Aluminum-tolerance of carrot (*Daucus carota* L.) plants generated from cell cultures. Soil Science and Plant Nutrition 37(4): 699-705.

Arrillaga, I. et al. 1998. Expression of the yeast HAL2 gene in tomato increases the *in vitro* salt tolerance of transgenic progenies. Plant Science (Limerick) 136(2): 219-226.

Arumingtyas, E. L. and I. C. Murfet. 1994. Flowering in *Pisum*: a further gene controlling response to photoperiod. Journal of Heredity 85(1): 12-17.

Ashraf, M. and N. Akram. 2009. Improving salinity tolerance of plants through conventional breeding and genetic engineering: an analytical comparison. Biotechnology Advances 27: 744-752.

Ashraf, M. and P. J. C. Harris. 2004. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. Plant Science 166: 3-16.

Ashraf, M., T. McNeilly, and A. D. Bradshow. 1986. Heritability of NaCl tolerance at the seedling stage in seven grass species. Euphytica 35: 935-940.

Asian Vegetable Research and Development Center. 1976. Progress report for 1976. Shanhua, Taiwan. 55 p.

Atta-Aly, M. A., A. S. El-Beltagy, and M. E. Saltveit. 1993. Effect of salt stress on the vegetative growth and development of tomato plants. Acta Hort. No. 323: 401-410.

Austin, R. B. 1989. Prospects for improving crop production un stressful environments. *In* H. G. Jones, T. J. Flowers, and M. B. Jones (eds). "Plants Under Stress"; pp. 235-248. Cambridge Univ. Pr., Cambridge.

Austin, R. B. and M. S. MacLean. 1972. A method for screening *Phaseolus* genotypes for tolerance to low temperatures. J. Hort. Sci. 47: 279-290.

Baggett, J. R. and W. A. Frazier. 1982. Oregon 11: Early parthenocarpic tomto breeding line. HortScience 17: 984-985.

Bagheri, A., J. G. Paull, and A. T. Rathjen. 1996. Genetics of tolerance to high concentrations of soil boron in peas (*Pisum sativum* L.) Euphytica 87(1): 69-75.

Baigorri, H., M. C. Antolin, and M. Sanchez-Diaz. 1999. Reproductive response of two morphologically different pea cultivars to drought. Europ. J. Agron. 10(2): 119-128.

Barker, S. J., B. Stummer, L. Gao, I. Dispain, P. J. O'Connor, and S. E. Smith. 1998. A mutant in *Lycopersicon esculentum* Mill. with highly reduced VA mycorrhizal colonization: isolation and preliminary characterization. Plant Journal 15(6): 791-797.

Bartels, D. and R. Sunkar. 2005. Drought and salt tolerance in plants. Critical Reviews in Plant Sciences 24: 23-58.

Becker, J. D. and J. A. Feijo. 2007. How many genes are needed to make a pollen tube. Lessons from transcriptomics. Ann. Bot. 100(6): 1117-1123.

Bellaloui, N. and P. H. Brown. 1998. Cultivar differences in boron uptake and distribution in celery (*Apium graveolens*), tomato (*Lycopersicon

esculentum) and wheat (*Triticum aestivum*). Plant and Soil. 198(2): 153-158.

Berry, S. Z. 1969. Germinating response of the tomato at high temperature. HortScience 4: 218-219.

Bhattacharya, R. C., M. Maheswari, V. Dines kumar, P. B. Kirti, S. R. Bhat, and V. L. Chopra. 2004. Transformation of *Brassica oleracea* var. *capitata* with bacterial betA gene enhances tolerance to salt stress. Sci. Hort. 100: 215-227.

Bliss, F. A. 1981. Utilization of vegetable germplasm. HortScience 16: 129-132.

Bliss, F. A. 1992. Breeding plants for enhanced benefical interactions with soil microorganisms, pp. 251-273. In: H. T. Stalker and J. P. Murphy (eds.). Plant breeding in the 1990s. CAB International, Wallingford, UK.

Bliss, F. A. 1993. Breeding common bean for improved biological nitrogen fixation. Plant and Soil 152(1): 71-79.

Blum, A. 1989. Breeding methods for drought resistances. In: H. G. Jones, T. J. Flowers, and M. B. Jones (Eds) "Plants Under Stress"; pp. 197-215. Cambridge Univ. Pr., Cambridge.

Blum, A. 2007. Mitigation of drought stress. www. plantstress.com

Blum, A. 2009. Effective use of water use (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. Field Crops Research 12: 119-123.

Blumwad, E. 2006. Salt tolerance, pp. 206-224. In: N. Halford (ed.). Plant biotechnology. John Wiley & Sons, Ltd, N. Y.

Boguszewska, D., M. Grudkowska, and B. Zagdanska. 2010. Drought-responsive antioxidant enzymes in potato (*Solanum tuberosum* L.). Potato Research 53: 373-382.

Bohnert, H. J. and R. G. Jensen. 1996. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. Trends in Biotechnology 14(3): 89-97.

Bolarin, M. C., F. G. Fernandez, V. Cruz, and Cuartero. 1991. Salinity tolerance in four wild tomato species using vegetative–yield salinity response curves. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 116(2): 286-290.

Bordas, M. et al. 1997. Transfer of the yeast salt tolerance gene HAL1 to *Cucumis melo* L. cultivars and *in vitro* evaluation of salt tolerance. Transgenic Research 6(1): 41-50.

Borsani, O. et al. 2001. Identification of two loci in tomato reveals distinct mechanisms for salt tolerance. The Plant Cell 13: 873-887.

Bouharmont, J. 1990. Improvement of salt tolerance in plants by *in vitro* selection at the cellular level. In: United Arab Emirates University "International Conference on High Salinity–Tolerant Plants in Arid Regions: Preliminary Report". U. A. E. University, Al-Ain, U. A. E.

Bourgeais, P., G. Guerrier, and D. G. Strullu. 1987. Adaptation of *Lycopersicon esculentum* to NaCl: a comparative study of cultures of callus or stem tips. Canad. J. Bot. 65: 1989-1997.

Bowen, H. H. 1971. Breeding peaches for warm climates. HortScience 6: 153-157.

Bressan, R. A., L. Le Cureux, L. G. Wilson, P. Filner, and L. R. Baker. 1981. Inheritance of resistance to sulfur dioxide in cucumber. HortScience 16: 332-333.

Brown, J. C. 1967. Genetic variants of factors affecting the nutrition and physiology of plants. In: Proceedings of International Atomic Energy Agency "Isotopes in Plant Nutrition and Physiology"; pp. 413-420. Vienna.

Brown, J. C. and W. E. Jones. 1971. Differential transport of boron in tomato (*Lycopersicon esulentum* Mill). Physiologia Plantarum 25: 279-282. Cited after Hort. Abstr. 42: 4062; 1972).

Brown, J. C., R. L. Cheney, and J. E. Ambler. 1972. A new tomato mutant inefficient in the transport of iron. Physiologia Plantarum 25: 48-53.

Buttery, B. R. and S. J. Park. 1993. Characterization of some non-fixing mutants of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Canad. J. Plant Sci. 73(4): 977-983.

Cannon, O. S., D. M. Gatherum, and W. G. Miles. 1973. Heritability of low temperature seed germination in tomato. HortScience 8: 404-405.

Carmi, N., Y. Salts, B. Dedicova, S. Shabtai, and R. Barg. 2003. Induction of parthenocarpy in tomato via specific expression of the rolB gene in the ovary. Planta 217: 726-735.

Caro, M. et al. 1991. Salinity tolerance of normal-fruited and cherry tomato cultivars. Plant and Soil 136: 249-255.

Cassells, A. C. and B. M. Doyle. 2003. Genetic engineering and mutation breeding for tolerance to abiotic and biotic stresses: sience, technology and safety. Bulg. J. Plant Physiol. Special Issue 52-82.

Cattivelli, L. et al. 2007. Drought tolerance improvement in crop plants: an integrated view from breeding to genomics. Field Crops Research. doi: 10.1016/j.fcr.2007.07.004

Chandler, R. F., Jr. 1983. The potential for breeding heat tolerant vegetables for tropics. Asian Vegetable Research and Development Center, 10th Annivesrsary Monograph Series. Shanhua, Taiwan, Republic of China.

Chauhan, Y. S. and T. Senboku. 1996. Thermostabilities of cell-membrane and photosynthesis in cabbage cultivars differing in heat tolerance. J. Plant Physiol. 149(6): 729-734.

Chawla, H. S. 2000. Introduction to plant biotechnology. Science Publishers, Inc., Enfield. New Hampshire.

Chen, J. J. and W. H. Gabelman. 1995. Isolation of tomato strains varying in potassium acquisition using a sand-zeolite culture system. Plant and Soil 176(1): 65-70.

Chen, T. H. H. and N. Murata. 2002. Enhancement of tolerance of abotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. Current Opinion in Plant Biology 5: 250-257.

Chen, Z. et al. 2005. Screening plants for salt tolerance by measuring K^+ flux: a case study. Plant, Cell and Environment 28: 1230-1246.

Chetelat, R. T. 2010. Revised list of wild species stocks. Tomato Genetics Cooperative Report No. 60: 66-100.

Chloupek, O. and J. Rod. 1992. The root system as a selection criterion. Plant Breeding Abstracts 62(12) 1337-1341.

Chrispeels, M. J. and D. E. Sadava. 2000. Plants, genes, and crop biotechnology. (2nd ed.). American Society of Plant Biologists, Boston. 562 p.

Christiansen, M. N. 1979. Physiological basis for resistance to chilling. HortScience 14: 583-586.

Christiansen, M. N. and C. F. Lewis (Eds). 1982. Breeding plants for less favorable environment. John Wiley & Sons, Inc., N. Y. 459 p.

Clarke, J. M. and T. F. Townley-Smith. 1984. Screening and selection techniques for improving drought resistance. In P. B. Vose and S. G. Blixt (Eds) "Crop Breeding: a Contemporary Basis "; pp. 137-162, Pergamon Pr., N. Y.

Coltman, R. R. 1987. Tolerance of tomato strains to phosphorus deficiency in root culture. HortScience 22: 1305-1307.

Coltman, R. R., G. C. Gerloff, and W. H. Gabelman. 1995. Differential tolerance of tomato strains to maintained and deficient levels of phosphorus. J. Amer. Soc. Hort. 110: 140-144.

Coons, J. M., R. O. Kuehl, N. F. Obeker, and N. R. Simons. 1989. Germination of eleven tomato phenotypes at constant or alternating high temperatures. HortScience 24: 927-930.

Coons, J. M., R. O. Kuehl, N. F. Obeker, and N. R. Simons. 1989. Seed germination of seven pepper cultivars at constant or alternating high temperatures. J. Hort. Sci. 64: 705-710.

Cooper, A. 1982. Nutrient film technique. The English Language Book Society, London. 185 p.

Copeland, L. E. 1976. Principles of seed science and technology. Burgess Pub. Co., Minneapolis, MN, 369 p.

Costa, J., M. A. Sanchis, G. Palomares, and F. Nuez. 1989. Interspecific variability in the *Lycopersicon* genus in relation to salinity tolerance. Tomato Genet. Coop. Rep. No. 39: 8-9.

Coté, F., J. E. Thompson, and C. Willemot. 1993. Limitation to the use of electrolyte leakage for the measurement of chilling injury in tomato fruit. Postharvest Biol. Technol. 3(2): 103-110.

Coyne, D. P. 1968. Correlation, heritability, and selection of yield components in field beans, *Phaseolus vulgaris* L. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 93: 388-396.

Coyne, D. P. 1970. Genetic of a photoperiod–temperature response for time of flowering in beans (*Phaseolus vulgaris* L.). Crop Sci. 10: 246-248.

Coyne, D. P. 1978. Genetics of flowering in dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.). J. Amer. Soc. Hort. Sci. 103: 606-608.

Coyne, D. P., S. S. Korban, D. Knudsen, and R. B. Clark. 1982. Inheritance of iron deficiency in crosses of dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.). J. Plant Nutrition 5: 575-585.

Cruz, V., J. Cuartero, M. C. Bolarin, and M. Romero. 1990. Selection for characters to evaluate salinity tolerance in *Lycopersicon* species. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 115: 1000-1003.

Cuartero, J., M. C. Bolarin, M. J. Asins, and V. Moreno. 2006. Increasing salt tolerance in the tomato. J. Exp. Bot. 57(5): 1045-1058.

Culter et al. 1989. Winter flounder antifreeze protein improves the cold hardiness of plant tissues. J. Plant Physiol. 135(3): 351-354.

Cumming, J. R., A. B. Cumming, and G. J. Taylor. 1992. Patterns of root respiration associated with the induction of aluminium tolerance in *Phaseolus vulgaris* L. J. Exp. Bot. 43(253): 1075-1081.

Curme, J. H. 1962. Effect of low nigh temperatures on tomato fruit set. In Campell Soup Company "Proceedings of Plant Science Symposium"; pp. 99-108. Camden, N. J.

Curtis, L. C. and J. Sarchuk. 1948. Seedless peppers: a single Mendelian recessive character. J. Hered. 39(5): 159-160.

Dalal, M., R. G. Dani, and P. A. Kumar. 2006. Current trends in the genetic engineering of vegetable crops. Sci. Hort. 107: 215-225.

Dasgan, H. Y., H. Aktas, K. Abak, and I. Cakmak. 2002. Determination of screening techniques to salinity tolerance in tomatoes and investigation of genotype responses. Plant Science 163: 695-703.

Dehan, K. and M. Tal. 1978. Salt tolerance in the wild relatives of the cultivated tomato: responses of *Solanum pennellii* to high salinity. Irrigation Science 1: 71-76.

De La Pena, R. and J. Hughes. 2007. Improving vegetable productivity in a variable and changing climate. SAT eJournal 4(1): 1-22. (ejourna.icrisat.org).

De Menezes, C. B. et al. 2005. Inheritance of parthenocarpy in summer squash (*Cucurbita pepo* L.). Genetics and Molecular Research 4(1): 39-46.

Denna. D. W. 1970. Leaf wax and transpiration in *Brassica oleracca.* J. Amer. Soc. Hort. Sci. 95: 30-32.

Dennis, E. S. et al. 2000. Molecular strategies for improving waterlogging tolerance in plants. J. Exp. Bot. 51(432): 89-97.

Dessalegne, L., A. C. Wetten, and P. D. S. Caligari. 1997. Production of transgenic tomatoes expressing oxalate oxidase. Acta Hort. No. 447: 457-458.

Devine. T. E. 1982. 1982. Genetic fitting of crops to problem soils. In: M. N. Christiansen and C. F. Lewis (Eds) "Breeding Plants for Less Favorable Environments"; pp. 143-173. John Wiley & Sons, Inc., N. Y.

De Vos, D. A., R. R. Hill, Jr., R. W. Helper, and D. L. Garwood. 1981. Inheritance of low temperature sprouting ability in F_1 tomato cross. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 106: 352-355.

Dickson, M. H. 1971. Breeding beans, *Phaseolus vulgaris* L., for improved germination under unfavorable low temperature conditions. Crop Science 11(6): 848-850.

Dickson, M. H. and M. A. Boettger. 1982. Heritability of semi-hard seed induced by low seed moisture in phaseolus beans (*Phaseolus vulgaris* L.). J. Amer. Sco. Hort. Sci. 107: 69-73.

Dickson, M. H. 1980. Genetic aspects seed quality. HortScience 15: 771-774.

Dickson, M. H. and M. A. Boettger. 1977. Inheritance of resistance to mechanical damage and transverse cotyledon cracking in snap heans (*Phaseolus vulgaris* L.). J. Amer. Soc. Hort. Sci. 102: 498-501.

Dickson, M. H. and R. Petzoldt. 1987. Inheritance of low temperature tolerance in beans at several growth stages. HortScience 22: 481-483.

Dickson, M. H. and R. Petzoldt. 1989. Heat tolerance and pod set in beans. (Abstr.) Hort-Science 23: 771.

Dickson, M. H. and R. Petzoldt. 1989. Heat tolerance and pod set in green beans. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 114: 833-836.

Dickson, M. H. and J. R. Stamer. 1970. Breeding cabbage for high dry matter and soluble solids. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 95: 720-723.

Di Paola, M. L., G. Agati, F. Fusi, and P. Mazzinghi. 1995. Detection of plant chilling sensitivity by the F685/F730 chlorophyll fluorescence ratio, pp. 881-884. In: P. Mathis. (ed.). Photosynthesis: from light to biosphere. Vol. IV. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.

Dix, P. J. 1980. Environmental stress resistance: selection in plant cell cultures. In: F. Sala, B. Parisi, R. Cella, and O. Ciferri (Eds) "Plant Cell Culture: Results and Prespectives"; pp. 183-186. Elsevier, Amsterdam.

Doolittle, S. P., A. L. Taylor, and L. L. Danielson. 1961. Tomato diseases and control. U. S. Dept. Agr., Agr. Handbook 203. 86 p.

Dracup, M. 1993. Why does in vitro cell selection dose not improve the salt tolerance of plants?, pp. 137-142. In: P. J. Randall, E. Dehaize, R. A. Richards, and R. Munns. (eds.). Genetic aspects of plant mineral nutrition. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.

Duc, G. and J. Picard. 1986. Note on the presence of the sym-1 gene in *Vicia faba* hampering its sympiosis with *Rhizobium leguminosarum*. Euphytica 35(1): 61-64.

Duncan, D. R. and J. Widholm. 1986. Cell selection for crop improvement. Plant Breed. Rev. 4: 153-173.

Dziadczyk, P., H. Bolibok, M. Tyrka, and J. A. Hortynski. 2003. *In vitro* selection of strawberry (*Fragaria* x *ananassa* Duch.) clones tolerant to salt stress. Euphytica 132: 49-55.

Edelstein, M., F. Corbineau, J. Kigel, and H. Nerson. 1995. Seed coat structure and oxygen availability control low-temperature germination of melon (*Cucumis melo*) seeds. Physiologia Plantarum 93(3): 451-456.

Eenink, A. H. and F. Garretsen. 1977. Inheritance of insensitivity of lettuce to a surplus of exchangeable manganese in steam-sterilized soils. Euphytica 26(1): 47-53.

Ekanayake, I. J. and D. J. Midmore. 1992. Genotypic variation for root pulling resistance in potato and its relationship with yield under water-deficit stress. Euphytica 61(1): 43-53.

El-Ahmadi, A. B. and M. A. Stevens. 1979. Genetics of high-temperature fruit set in the tomato. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 104: 691-696.

El-Beltagy, A. S. and M. A. Hall. 1979. Basic elements for possible new technique to screen for plants relatively tolerant to water stress. Egypt. J. Hort. 6: 261-267.

El-beltagy, A. S., M. M. Khalifa, and M. H. Hall. 1979. Salinity in relation to ethylene. Egypt. J. Hort. 6: 269-271.

El-Iklil, Y., M. Karrou, and M. Benichou. 2000. Salt stress effect on epinasty in relation to ethylene production and water relations in tomato. Agronomie 20: 399-406.

El-Saeid, H. M. 1993. The possibility of using ethrel to identify plants relatively tolerant to salinity. IV. Soybean (*Glycine max*). Egyptian J. Hort. 20(2): 257-266.

El-Saeid, H. M., A. F. Abou-Hadid, and A. S. El-Beltagy. 1988. The possibility of using ethryl to identify plants relatively tolerant to salinity. I. Tomato (*Lycopersicon esculentum*). Egypt. J. Hort. 15: 71-84.

El-Saeid, H. M., A. F. Abou-Hadid, and A. S. El-Beltagy. 1988a. The possibility of using ethrel to identify plants relatively tolerant to salinity. II. Cowpea (*Vigna sinensis* L.). Egypt. J. Hort. 15: 159-170.

Englsih, J. E. and D. N. Maynard. 1981. Calcium efficiency among tomato strains. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 106: 552-557.

Epstein, E. 1972. Mineral nutrition of plants: principles and perspectives. Wiley, N. Y. 412 p.

Epstein, E. and J. D. Norlyn. 1977. Seawater–based crop production: a feasibility study. Science 197: 249-251.

Epstein, E., R. W. Kingsbury, J. D. Norlyn, and D. W. Rush. 1979. Production of food crops and other biomass by seawater culture. In: A. Hollaender (Ed.) "The Biosaline Concept"; pp. 77-99. Plenum Pub. Corp., N. Y.

Epstein, E., J. D. Norlyn, D. W. Rush, R. W. Kingsbury, D. B. Kelley, G. A. Cunningham, and A. F. Wrona. 1980. Saline culture of crops: a genetic approach. Science 210: 399-404.

Esser-Monning, K., P. Roskothen, and G. Robbelen. 1995. Two host genes in *Vicia faba* for nodulation deficiency with strain specificity for *Rhizobium leguminosarum*. Plant Breeding 114(4): 363-365.

Estilai, A. and A. Hashemi. 1993. A. four-carpeled fruit mutuant in jojoba. HortScience 28: 738-739.

Estilai, A., H. H. Naqvi, and J. G. Waines. 1988. Developing guayule as a domestic rubber crop. Calif. Agr. 42(5): 29-30.

Fangmeier, D. D., D. D. Rubis, B. B. Taylor, and K. E. Foster. 1984. Guayule for rubber production in Arizona. Univ. of Ariz., College of Agr., Agr. Exp. Sta., Tech Bul. No. 252. 14 p.

Farnham, M. W. and T. Bjorkman. 2011. Breeding vegetables adapted to high temperatures: a case study with broccoli. HortScience 46: 1093-1097.

Fawole, I., W. H. Gabelman, G. C. Gerloff, and E. V. Nordheim. 1982. Heritability of efficiency in phosphorus utilization in beans (*Phaseolus vulgaris* L.) grown under phosphorus stress. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 107: 94-97.

Fernandez, G. C. J. 1992. Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance. Crop. Science 28: 13-16.

Fernadez-Munoz, R., J. J. Gonzalez-Fernandez, and J. Cuartero. 1994. Methods for testing the fertility of tomato pollen formed at low temperature. J. Hort. Sci. 69(6): 1083-1088.

Ficcadenti, N. et al. 1999. Genetic engineering of parthenocarpic fruit development in tomato. Molecular Breeding 5: 463-470.

Fidgore, S. S., W. H. Gabelman, and G. C. Gerloff. 1989. Inheritance of potassium efficiency, sodium substitution capacity, and sodium accumulation in tomatoes grown under low-potassium stress. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 114: 332-327.

Fillippone, E. 1985. In vitro growth and differentiation of tomato (*Lycopersicon esculentum*) tissue on high level of NaCl (Abstr.). Genetica Agraria 39: 323.

Fischer, R. A. and R. Maurer. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. Aust. J. Agric. Res. 29: 897-912.

Fita, A., F. Nuez, and B. Pico. 2011. Diversity in root architecture and response to P deficiency in seedlings of *Cucumis melo* L. Euphytica 181: 323-339.

Flower, D. B. and A. E. Limin. 2007. Mitigation of cold stress. The Internet.

Flowers, T. J. 2004. Improving crop salt tolerance J. Exp. Bot. 55(396): 307-319.

Flowers, T. J. and S. A. Flowers. 2005. Why does salinity pose such a difficult problem for plant breeders?. Agricultural Water Management 78(1-2): 15-24.

Flowers, T. J. and A. R. Yeo. 1995. Breeding for salinity tolerance in crop plants: where next? Australian J. Plant Physiol. 22(6): 875-884.

Flowers, T. J. and A. R. Yeo. 1997. Breeding for salt resistance in plants, pp. 247-264. In: P. K. Jaiwal, R. P. Singh, and A. Gulati. (eds.). Strategies for improving salt tolerance in higher plants. Science Pub., Inc., Enfield, New Hampshire, USA.

Foolad, M. R. 1996. Response to selection for salt tolerance during germination in tomato seed derived from PI174263. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 121(6): 1006-1011.

Foolad, M. R. 1997. Genetic basis of physiological traits related to salt tolerance in tomato, *Lycopersicon esculentum* Mill. Plant Breeding 116(1): 53-58.

Foolad, M. R. 2004. Recent advances in genetics of salt tolerance in tomato. Plant Cell Tissue and Organ Culture 76: 101-119.

Foolad, M. R. and G. Y. Lin. 1997. Absence of a genetic relationship between salt tolerance during seed germination and vegetative growth in tomato. Plant Breeding 116(4): 363-367.

Foolad, M. R., L. P. Zheng, and G. Y. Lin. 2001. Identification and validation of QTLs for salt tolerance during vegetative growth in tomato by selective genotyping. Genome 44: 444-454.

Foy, C. D., G. C. Gerloff, and W. H. Gabelman. 1973. Differential effects of aluminum on the vegetative growth of tomato cultivars in acid soil and nutrient solution. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 98: 427-432.

Frey, K. J. 1981. Capabilities and limitations of convential plant breeding. In: K. O. Rachie and J. M. Lyman (Eds.) "Genetic Engineering for Crop Improvement"; pp. 15-62. The Rockefeller Foundation.

Gabelman, W. H., G. C. Gerloff, T. Schettini, and R. Coltman. 1986. Genetic variability in root systems associated with nutrient acquisition and use. HortScience 21: 971-973.

Gahoonia, T. S., O. Ali, A. Sarker, N. E. Nielsen, and M. M. Rahman. 2006. Genetic variation in root traits and nutrient acquisition of lentil genotypes. J. Plant Nutr. 29(4): 643-655.

Gao, L. and Y. Shi. 2007. Genetic differences in resistance to iron deficiency chlorosis in peanut. J. Plant Nutr. 30(1): 37-52.

Garg, A. K. et al. 2002. Trehalose accumulation in rice plants confers high tolerance levels to different abiotic stresses. PNAS 99(25): 15898-15903.

Gentile, A. G., W. A. Fader, R. E. Young, and Z. Santner. 1971. Suscebtibility of *Lycopersicon* spp. to ozone injury. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 96: 94-96.

Gianinazzi-Pearson, V., S. Gianinazzi, J. P. Guillemin, A. Trouvelot, and G. Duc. 1991. Genetic and cellular analysis of resistance to vesicular arbuscular (VA) mycorrhizal fungi in pea nutants, pp. 336-342. In: H. Hennecke and D. P. S. Verma (eds.). Advances in molecular genetics of plant-microbe interaction. Vol. 1. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.

Giles, K. L. 1980. Nitrogen fixation and plant tissue culture. In: I. K. Vasil (Ed.) "Perspective in Plant Cell and Tissue Culture"; pp. 81-99. Academic Pr., N. Y.

Giordano, L. de B., W. H. Gabelman, and G. C. Gerloff. 1982. Inheritance of differences in calcium ulitization by tomatoes under low-calcium stress. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 107: 664-669.

GIPB, Global Partnership Initiative for Plant Breeding Capacity Building. 2010. Tackling climate change through plant breeding and better use of plant genetic resource. The Internet.

Giroux, R. W. and W. G. Filion. 1992. A. Comparison of the chilling-stress in two differentially tolerant cultivars of tomato (*Lycopersicon esculentum*). Biochemistry and Cell Biology 70(3-4): 191-198.

Gisbert, C. et al. 2000. The yeast HAL1 gene improves salt tolerance of transgenic tomato. Plant Physiology 123(1): 393-402.

Goenaga, R., A. G. Gillaspie, Jr., and A. Quiles. 2010. Field screening of cowpea genotypes for alkaline soil tolerance. HortScience 45: 1639-1642.

Gorguet, B., A. W. van Heusden, and P. Limdhout. 2005. Parthenocarpic fruit development in tomato. Plant Biol. 7: 131-139.

Griffith, M., S. R. Boese, and N. P. A. Huner. 1994. Chilling sensitivity of the frost-tolerant potato *Solanum commersonii*. Physiologia Plantarum 90(2): 319-326.

Gu, W. K., T. Q. Zhu, D. H. Wallace, S. P. Singh, and N. F. Weeden. 1998. Analysis of genes controlling photoperiod sensitivity in common bean using DNA markers. Euphytica 102(1): 125-132.

Gulati, A. and P. K. Jaiwal. 1997. The Potential of plant tissue culture and related techniques for the improvement of salt tolerance iu higher plants, pp. 321-363. In: P. K. Jaiwal, R. P. Singh, and A. Gulati. (eds.). Strategies for improving salt tolerance in higher plants. Science Publishers, Inc., Enfield, New Hampshire.

Gusta, L. V., R. W. Wilen, and P. Fu. 1996. Low-temperature stress tolerance: the role of abscisic acid, sugars, and heat-stable proteins. HortScience 31(1): 39-45.

Hale, M. G. and D. M. Orcutt. 1987. The physiology of plants under stress. John Wiley & Sons, N. Y. 206 p.

Hall, A. E. 1992. Breeding for heat tolerance. Plant Breeding Reviews 10: 129-168.

Hall, A. E. 2004. Breeding for adaptation to drought and heat in cowpea. Europ. J. Agron. 21: 447-454.

Hall, A. 2011. The mitigation of heat stress. PlantStress web site. The Internet.

Hamwieh, A., D. D. Tuyen, H. Cong, E. R. Benitez, R. Takahashi, and D. H. Xu. 2011. Identification and validation of a major QTL for salt tolerance in soybean. Euphytica 179: 451-459.

Hanna, H. Y. and T. P. Hernandez. 1982. Response of six tomato genotypes under summer and spring weather conditions in Louisiana. HortScience 17: 758-759.

Hanna, H. Y., T. P. Hernandez, and K. L. Koonce. 1982. Combining ability for fruit set, flower drop, and underdeveloped ovaries in some heat-tolerant tomatoes. HortScience 17: 760-761.

Hao, Z. F. et al. 2011. A proposed selection criterion for drought resistance across multiple environments in maize. Breeding Science 61: 101-108.

Harris, R. E. 1975a. Sub-Arctic Maxi: a large-fruited subarctic–type tomato. Canad. J. Plant Sci. 55: 853.

Harris, R. E. 1975b. Sub-Arctic Cherry: a subarctic-type tomato. Canad. J. Plant Sci. 55: 855.

Hasegawa, P. M., R. A. Bressan, S. Handa and A. K. Handa. 1984. Cellular mechanisms of tolerance to water stress. HortScience 19: 371-377.

Hashim, M. M., A. S. El-Beltagy, and R. A. Jones. 1988. Salt tolerance in *Lycopersicon esculentum*. I. The effect of salinity on growth. Egypt. J. Hort. 15: 85-96.

Hashim, M. M., A. S. El-Beltagy, and R. A. Jones. 1988a. Salt tolerance in *Lycopersicon esculentum*. II. Ion accumulation patterns. Egypt. J. Hort. 15: 97-106.

Hassan, A. A. and I. A. M. Desouki. 1982. Tomato evaluation and selection for sodium chloride tolerance. Egypt. J. Hort. 9: 153-162.

Hassan, A. A. and I. A. M. Desouki. 1986. Salinity tolerance in tomato. Evaluation methods and use of wild *Lycopersicon* species in breeding and in genetic studies. Egypt. J. Hort. 13: 159-170.

Hassan, A. A., M. M. Marghany, and W. L. Sims. 1987. Genetics and physiology of parthenocarpy in tomato. Acta. Hort. 200: 173-183.

Hassan, A. A., M. A. Al-Afifi, K. Matsuda, A. Koto, and S. Itani. 1989. Sources of salinity tolerance in *Lycopersicon* species. Bul. Fac. Agr., Univ. Cairo 40: 605-622.

Hassanpanah, D. 2010. Evaluation of potato cultivars for resistance against water deficit stress under in vivo conditions. Potato Research 53: 383-392.

Hazra, P. and A. K. Dutta. 2010. Inheritance of partenocarpy in tomato (*Solanum lycopersicum*) and its association with two marker characters. International Research Journal of Plant Science 1(6): 144-149.

Heck, W. W. et al. 1983. A reassessment of crop loss from ozone. Env. Sci. Technol. 17: 572A-581A.

Hede, A. R., B. Skovmand, and J. López-Cesati. 2001. Acid soils and aluminum toxicity, pp. 172-182. In: M. P. Reynolds, J. I. Ortiz-Monasterio, and A. McNab (eds.). Application of physiology in wheat breeding, CIMMYT, Mexico, D. F.

Heggestad, H. E. and W. W. Heck. 1971. Nature, extent, and variation of plant response to air pollutants. Adv. Agron. 23: 111-145.

Herbette, S., D. T. de Labrouhe, J. R. Drevet, and P. Roeckel-Drevet. 2011. Transgenic tomatoes showing higher glutathione peroxydase antioxidant activity are more resistant to an abiotic stress but more susceptible to biotic stresses. Plant Science 180: 548-553.

Herridge, D. F., O. P. Rupela, S. Serraj, and D. P. Beck. 1994. Screening techniques and improved biological nitrogen fixation in cool season food legumes. Euphytica 73: 95-108.

Heuvelink, E. and O. Korner. 2001. Parthenocarpic fruit growth reduces yield fluctuation and blossom-end rot in sweet pepper. Annals of Botany 88: 69-74.

Hightower, R., C. Baden, E. Penzes, P. Lund, and P. Dunsmuir. 1991. Expression of antifreeze proteins in transgenic plants. Plant Molecular Biology 17(5): 1013-1021.

Hijmans, R. J., M. Jacobs, J. B. Bamberg, and D. M. Spooner. 2003. Frost tolerance in wild potato species: assessing the predictivity of taxonomic, geographic, and ecological factors. Euptytica 130: 47-59.

Hmida-Sayari, A. et al. 2005. Overexpression of delta-pyrroline-5-carboxylate synthetasse increases proline production and confers salt tolerance in transgenic potato plants. Plant Science 169: 746-752.

Hochmuth, G. J. 1984. Variation in calcium efficiency among strains of cauliflower. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 109: 667-672.

Ho, L. C. and J. D. Hewitt. 1986. Fruit development. In: J. G. Atherton and J. Rudich (Eds) "The Tomato Crop"; pp. 201-239. Chapman and Hall, London.

Hochmuth, G. J., W. H. Gabelman, and G. C. Gerloff. 1985. A gene affecting tomato root morphology. HortScience 20: 1099-1101.

Hoek. I. H. S., C. H. Hanisch Ten Cate, C. J. Keijzer, J. H. Schel, and H. J. M. Dons. 1993. Development of the fifth leaf is indicative for whole plant performance at low temperature in tomato. Annals of Botany 72(4): 367-374.

Holmes, G. J. and J. R. Schultheis. 2003. Sensitivity of watermelon cultigens to ambient ozone in North Carolina. Plant Disease 87: 428-434.

Howard, H. W. 1969. Genetics of the potato, *Solnum tuberosum*. Logos Pr. Limited, London 126 p.

Hotchkiss, J. R., P. Revilla, and W. F. Tracy. 1997. Variation of cold tolerance among open-pollinated sweet corn cultivars. HortScience 32(4): 719-723.

Hucl, P. 1993. Effects of temperature and moisture stress on the germination of diverse common bean genotypes. Canad. J. Plant Sci. 73(3): 697-702.

Hughes, S. G., J. A. Bryant, and N. Smirnoff. 1989. Molecular biology: application to studies of stress tolerance. In: H. G. Jones, T. J. Flowers, and M. B. Jones (Eds.) "Plants Under Stress"; pp. 131-155. Cambridge Univ. Pr.

Iba, K. 2002. Acclimative response to temperature stress in higher plants. approaches of gene engineering for temperature tolerance. Ann. Rev. Plant Biol. 53: 225-245.

Iba, K. 2006. Trienoic fatty acids aud temperature tolerance of higher plants, pp. 61-68. In: A. K. Rai and T. Takabe (eds.). Abiotic stress tolerance in plants. Springer, Dordrecht, The Netherlands.

Ibrahim, M. A. M. 1984. Genetic and physiological studies on heat and cold tolerance in tomatoes. Ph. D. Thesis, Cairo Univ. 188 p.

Ibrahim, A. M. H. and J. S. Quick. 2001. Heritability of heat tolerance in winter and spring wheat. Crop Sci. 41: 1401-1405.

Imai, R., L. Chang, A. Ohita, E. A. Bray, and M. Takagi. 1996. A LEA-class gene of tomato confers salt and freezing tolerance when expressed in *Saccharomyces cerevisiae*. Gene 170(2): 243-248.

Irzyowski, W., T. Rorat, and J. Jakubiec. 1996. Analysis of cold resistance in wild and cultivated potato species. Acta Physiologiae Plantarum 18(3): 217-221.

ISAAA, International Service for the Acquisition of Agri-Biotech Applications. 2008. Pocket K No. 32: Biotechnology for the development of drought tolerant crops. The Internet.

Ishitani, M., I. Rao, P. Wenzl, S. Beebe, and J. Tohme. 2004. Integration of genomics approach with traditional breeding towards improving abiotic stress adaptation: drought and aluminum toxicity as case studies. Field Crops Research 90: 35-45.

Ismail, A. M., A. E. Hall, and T. J. Close. 1999. Allelic variation of a dehydrin gene cosegregates with chilling tolerance during seedling emergence. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 96(23): 13566-13570.

Jackson, M. B. 2011. The impact of flooding stress on plants and crops. www.plantstress.com/articles/waterlogging

Jain, R. K., S. Jain, H. S. Nainawatte, and J. B. Chowdhury. 1990. Salt-tolerance in *Brassica juncea* L. I. *In vitro* selection, agronomic evaluation and genetic stability. Euphytica 48: 141-152.

Jain, S., H. S. Nainawatte, R. K. Jain, and J. B. Chowdhury. 1993. Salt-tolerance in *Brassica juncea*. II. Salt-stress induced changes in polypeptide pattern of *in vitro* selected NaCl-tolerant plants. Euphytica 65: 107-112.

Jaiwal, P. K., R. P. Singh, and A. Gulati. (eds.). 1997. Strategies for improving salt tolerance in higher plants. Science Pub., Inc., Enfield, New Hampshire, USA. 443 p.

Jones, R. G. W. 1981. Salt tolerance. In: C. B. Johnson (ed). "Physiological Processes Limiting Plant Productivity"; pp. 271-292. Butterworths, London.

Jones, R. W., Jr. 1984. Studies related to genetic salt tolerance in the cucumber, *Cucumis sativus* L. (Abstract). Dissertion Abstracts International, B (Sciences and Engineering) 45(5): 1376B.

Jones, A. 1986. Sweet potato heritability estimates and their use in breeding. HortScience 21: 14-17.

Jones, R. A. 1992. Genetic advances in salt tolerance. In: Tomato Biotechnology Proc. D. J. Nevins and R. A. Jonnes (eds.). Alan Liss Inc.

Jones, R. A., M. Hashim, and A. S. El-Beltagy. 1988. Developmental responsiveness of salt-tolerant and salt-sensitive genotypes of *Lycopersicon*, pp. 765-772. In: E. E. Whitehead et al. (eds.). Arid lands: today and tomorrow. Westview Press, Inc., Boulder, Colorado.

Jones, R. W., Jr., L. M. Pike and L. F. Yourman. 1989. Salinity influences cucumber growth and yield. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 114: 547-551.

Juan, M., R. M. Rivero, L. Romero, and J. M. Ruiz. 2005. Evaluation of some nutritional and biochemical indicators in selecting salt-resistant tomato cultivars. Env. Exp. Bot. 54: 193-201.

Kamps, T. L., T. G. Isleib, R. C. Herner, and K. C. Sink. 1987. Evaluation of techniques to measure chilling injury in tomato. HortScience 22: 1309-1312.

Kaname, T., T. Itagi, and M. Mochizuki. 1969. Experiments on controlling fruit malformation in tomatoes. II. The effect of sunshine before and

after flowering on the occurrence of hollow fruits (In Japanese) Kanagawa Hort. Exp. Sta., No. 17, pp. 52-57. (Cited from Hort. Abstr. 41: 1500; 1971).

Kang, Y. L., L. Q. Xiu, D. S. Wang, and W. F. Pang. 1995. Selection of potato varieties/strains adapted in saline/sodic soils. Acta Hort. No. 402: 249-252.

Kant, S, and U. Kafkafi. 2011. Mitigation of mineral deficiency stress. PlantStress web site. The Internet.

Kant, S., Y. M. Bi, and S. J. Rothstein. 2011. Understanding plant response to nitrogen limitation for the improvement of crop nitrogen use efficiency. J. Exp. Bot. 62(4): 1499-1509.

Kartz, A. and M. Tal. 1980. Salt tolerance in the wild relatives of the cultivated tomato: proline accumulation in callus tissue of *Lycopersicon esculentum* and L. *peruvianum*. Z. Pflanzenphysiol. Bd. 429-435.

Kaur, S., R. Ford, M. Nicolas, and P. W. J. Taylor. 2008. Genetics of tolerance to high concentrations of boron in *Brassica rapa*. Euphytica 162(1): 31-38.

Kean, D. and J. R. Baggett. 1986. The inheritance of parthenocarpy in Oregon T5-4 tomato. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 111: 596-599.

Kemp, G. A. 1968. Low-temperature growth responses of the tomato. Canad. J. Plant Sci. 48: 281-286.

Kerdnaimongkol, K. and W. R. Woodson. 1999. Inhibition of catalase by antisense RNA increases susceptibility to oxidative stress and chilling injury in transgenic tomato plants. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 124(4): 330-336.

Khan, H. R., J. G. Paull, K. H. M. Siddique, and F. L. Stoddard. 2010. Faba bean breeding for drought-affected environments: a physiological and agronomic perspective. Field crops. Research 115: 279-286.

Kimani, J. M., P. M. Kimani, S. M. Githiri, and J. W. Kimenju. 2003. Genetic variation for tolerance to low soil nitrogen (N) in common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). African Crop Science Conference Proceedings 6: 464-470.

Knight, R. J. 1971. Breeding for cold hardiness in subtropical fruits. Hortscience 6: 157-160.

Kochian, L. V. 1995. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and

resistance in plants. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 46: 237-260.

Kochian, L. V., O. A. Hoekenga, and M. A. Pineros. 2004. How do crop plants tolerate acid soils? mechanisms of aluminum tolerance and phosphorus efficiency. Ann. Rev. Plant Biol. 55: 459-493.

Kooistra, E. 1971. Germinability of beans (*Phaseolus vulgaris* L.) at low temperatures. Euphytica 20: 208-213.

Krill, A. M. et al. 2010. Association and linkage analysis of aluminum tolerance genes in maize. PLoS ONE/www.plosone.org/vol.5(4)/e9958.

Kuo, C. G. and B. W. Chen. 1980. Physiological responses of tomato cultivars to flooding. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 105: 751-755.

Kuo, C. G., J. S. Tsay, B. W. Chen, and P. Y. Lin. 1982. Screening for flooding tolerance in the genus *Lycopersicon.* HortScience 17: 76-78.

Kuo, C. G., B. J. Shen, H. M. Chen, H. C. Chen, and R. T. Opena. 1988. Association between heat tolerance, water consumption, and morphological characters in the chinese cabbage. Euphytica 39: 65-73.

Leone, A. et al. 1999. Tolerance to abiotic stresses in potato plants: a molecular approach. Potato Research 42: 333-351.

Leprince, O. and J. Buitink. 2010. Desiccation tolerance: from genomics to the field. Plant Science 179: 554-564.

Leviatov, S., O. Shoseyov, and S. Wolf. 1993. Roles of different seed components in controlling seed germination at low temperature. Sci. Hort. 56(3): 197-206.

Levy, A., H. D. Rabinowitch, and N. Kedar. 1978. Morphological and physiological characters affecting flower drop and fruit set of tomatoes at high temperatures. Euphyrica 27: 211-218.

Lewis, C. F. and M. N. Christiansen. 1981. Breeding plants for stress environments. In: K. J. Frey (Ed.) "Plant Breeding II"; pp. 151-177. The Iowa State Univ. Pr., Ames.

Li, P. H. and A. Fennell. 1985. Potato frost hardiness. In: P. H. Li (Ed). "Potato Physiology"; pp. 457-479. Academic Pr., N. Y.

Li, Y.-M. and W. H. Gabelman. 1990. Inheritance of calcium use efficiency in tomatoes grown under low-calcium stress. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 115: 835-838.

Li, P. H. and A. Sakai (Eds). 1978. Plant cold hardiness and freezing stress: mechanisms and crop implications. Academic Pr., N. Y. 416 p.

Li, J. et al. 2011. Seedling salt tolerance in tomato. Euphytica 178: 403-414.

Lin, S. S.-M. 1982. The genetics and physiology of parthenocarpy in *Lycopersicon esculentum* Mill. (tomato). Diss. Astr. International, B 42(9) 3514B. (Cited from Plant Breed. Abstr. 52: 7999; 1982).

Lin, S., W. L. George, and W. E. Splittstoesser. 1984. Expression and inheritance of parthenocarpy in 'Severianin' tomato. J. Hered. 75: 62-66.

Liu, J. et al. 2000. The *Arabidopsis thaliana* SOS2 gene encodes a protein kinase that is required for salt tolerance. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 97(7): 3730-3734.

Liu, Z. H. et al. 2011. Enhancement of salt tolerance in alfalfa transformed with the gene encoding for betaine aldehyde dehydrogenase. Euphytica 178: 363-372.

Loescher, W., Z. Chan, and R. Grumet. 2011. Options for developing salt-tolerant crops. HortScience 46: 1085-1092.

Lynch, J. P. and S. E. Beebe. 1995. Adaptation of beans (*Phaseolus vulgaris* L.) to low phosphorus availability. HortScience 30(6): 1165-1171.

Mackill, D. J., M. A. Salam, Z. Y. Wang, and S. D. Tanksley. 1993. A major photoperiod-sensitivity gene tagged with RFLP and isozyme markers in rice. Theor. Appl. Genet. 85: 536-540.

Mahajan, S. and N. Tuteja. 2005. Cold, salinity and drought stresses: an overview. Archives of Biochemistry and Biophysics 444: 139-158.

Mahmoud, M. H., R. A. Jones, and A. S. El-Beltagy. 1986. Comparative responses to high salinity between salt-sensitive and salt-tolerant genotypes of tomato. Acta Hort. 190: 533-543.

Maisonneuve, B. and J. Philouze. 1982. Effect of low night temperatures on a varietal collection of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). II. Study of pollen quantity and quality. Agronomie 2: 453-458.

Maisonneuve, B., N. G. Hogenboom, and A. P. M. Den Nijs. 1986. Pollen selection in breeding tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) for adaptation to low temperature. Euphytica 35: 983-992.

Makmur, A., G. C. Gerloff, and W. H. Gabelamn. 1978. Physiology and inheritance of efficiency in potassium utilization in tomatoes grown under potassium stress. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 103: 545-549.

Malik, V. S. 1999. Biotechnology: multibillion dollar industry, pp. 1-69. In: V. L. Chopra, V. S. Malik, and S. R. Bhat (eds.). Applied plant biotechnology. Science Publishers, Inc., Enfield, NH, USA.

Maluf, W. R. and E. C. Tigchelaar. 1980. Responses associated with low temperature seed germinating ability in tomato. J. Amer. Soc. 105: 280-283.

Maluf, W. R. and E. C. Tigchelaar. 1982. Relationship between fatty acid composition and low-temperature seed germination in tomato. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 107: 620-623.

Malik, M. K., J. P. Slovin, C. H. Hwang, and J. L. Zimmerman. 1999. Modified expression of a carrot small heat shock protein gene, Hsp 17.7, results in increased or decreased thermotolerance. Plant Journal 20(1): 89-99.

Mano, Y. and F. Omori. 2007. Breeding for flooding tolerant maize using "teosinte" as a germplasm resource. Plant Root (1): 7-21.

Manrique, A., K. Manrique, and J. Nakahodo. 1993. Yield and biological nitrogen fixation of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in Peru. Plant and Soil 152(1): 87-91.

Manyowa, N. M. and T. E. Miller. 1991. The genetics of tolerance to high mineral concentrations in the tribe Triticeae – a review. Euphytica 57: 175-185.

Mapelli, S., G. Torti, M. Bandino, and G. P. Soressi. 1979. Effects of GA_3 on flowering and fruit-set in a mutant of tomato. HortScience 14: 736-737.

Maqbool, A., S. Shafiq, and L. Lake. 2009. Radiant frost tolerance in pulse crops – a review. Euphytica 172(1): 1-12.

Markwei, C. M. and T. A. LaRue. 1992. Phenotypic characterization of sym8 and sym9, two genes condition non-nodulation in *Pisum sativum* 'Sparkle'. Canadian Journal of Microbiology 38(6): 548-554.

Marshall, H. G. 1982. Breeding for tolerance to heat and cold. In: M. N. Christiansen and C. F. Lewis (Eds). "Breeding Plants for Less Favorable Environments"; pp. 47-70. John Wiley & Sons, Inc., N. Y.

Martinelli, F. et al. 2009. Gene regulation in parthenocarpic tomato fruit. Journal of Experimental Botany 60(13): 3873-3890.

Massot, N., M. Llugany, C. Poschenrieder, and J. Barceló. 1999. Callose production as indicator of aluminum toxicity in bean cultivars. J. Plant Nutr. 22(1): 1-10.

McLaughlin, M. J. et al. 1994. Effect of cultivar on uptake of cadmium by potato tubers. Australian Journal of Agricultural Research 45(7): 1483-1495.

McNamara, S. T. and C. A. Mitchell. 1989. Differential flood stress resistance of two tomato genotypes. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 114(6): 976-980.

McNamara, S. T. and C. A. Mitchell. 1990. Adaptive stem and adventitious root responses of two tomato genotypes to flooding. HortScience 25: 100-103.

Meissner, R. and T. Mandel. 2010. High throughput breeding for traits improvement: cold tolerance. Hishtil RM Ltd. The Internet.

Mendez-Lopez, A. et al. 2010. Collection, characterization and grouping of parthenocarpic genotypes of round zucchini pumpkin (*Cucurbita pepo* L.). Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales Y del Ambiente 16(2): 123-131.

Mersie, W., T. Mebrahtu, and M. Rangappa. 1990. Evaluation of been introductions for ozone insensitivity. HortScience 25: 1581-1582.

Michalska, A. M. 1985. Low temperature germination in *Lycopersicon*. Tomato Genet. Coop. Rep. 35: 7-8.

Millar, A. L., A. J. Rathjen, and D. S. Cooper. 2007. Genetic variation for subsoil toxicities in high pH soils, pp. 395-401. In: H. T. Buck et al. (eds.). Wheat production in stressed environments. Springer.

Miller, J. C., Jr., K. W. Zary, and G. C. J. Fernandez. 1986. Inheritance of N_2 fixation efficiency in cowpea. Euphytica 35: 551-560.

Miller, J. C., Jr., L. M. Scott, and G. C. J. Fernandez. 1987. Influence of root and shoot on N_2 fixation in cowpea. HortScience 22: 1313-1315.

Minges, P. A. (Ed.). 1972. Descriptive list of vegetable varieties. Amer. Seed Trade Assoc., Washington, D. C. 194 p.

Minhas, D. and A. Grover. 1999. Towards developing transgenic rice plants tolerant to flooding stress. PINSA B65 (1 & 2): 33-50.

Miyasaka, S. C., C. M. Webster, and N. V. Hue. 1993a. Differential response of two taro cultivars to aluminium: I. Plant Growth. Communications in Soil Science and Plant Analysis 24(11-12): 1197-1211.

Miyasaka, S. C., C. M. Webster, and E. N. Okazaki. 1993. Differential response of two taro cultivars to aluminium: II. Plant mineral concentrations. Communications in Soil Science and Plant Analysis 24(11-12): 1213-1229.

Moeljopawiro, S. and H. Ikehashi. 1981. Inheritance of salt tolerance in rice. Euphytica 30: 291-300.

Mooris, J. L. 1971. The breeding aspects of vegetable seed quality. HortScience 6: 553-555.

Mudd, J. B. 1975. Sulfur dioxide. In: J. B. Mudd and T. T. Kozlowski (Eds). "Responses of plants to Air Pollution"; pp. 9-22. Academic Pr., N. Y.

Mudd, J. B. and T. T. Kozlowski (Eds). 1975. Responses of plants to air pollution. Academic Pr., N. Y. 383 p.

Munns, R. and M. Tester. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. Ann. Rev. Plant Biol. 59: 651-681.

Munns, R., S. S. Goyal, and J. Passioura. 2011. Salinity stress and its mitigation. http://www.plantstress.com

Murakami, Y., M. Tsuyama, Y. Kobayashi, H. Kodama, and K. Iba. 2000. Trienoic fatty acids and plant tolerance of high temperature. Science 287: 476-479.

Murata, N. et al. 1996. Genes for fatty acid desaturases and choline oxidase are responsible for tolerance to low-temperature and salinity stresses in cyanobacteria and plants, pp. 55-63. In: S. Grillo and A. Leone. (eds.). Physical stresses in plants: genes and their products for tolerance. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Myers, O., Jr. 1986. Breeding soybeans for drought resistance. Plant Breed. Rev. 4: 203-243.

Naderi, A. et al. 1999. Efficiency analysis of indices for tolerance to environmental stresses in field crops and introduction of a new index. J. Seed Plant 15(4): 390-402.

Nakashima, K. and K. Yamaguchi-Shinozaki. 2005. Molecular studies on stress-responsive gene expression in *Arabidopsis* and improvement of

stress tolerance in crop plants by regulon biotechnology. JARQ 39(4): 221-229.

Nandpuri, K. S., J. S. Kanwar, S. Singh, and M. S. Saimbhi. 1975. Performance of tomato varieties under low and high temperature conditions, Haryana J. Hort. Sci. 4: 46-50. (Cited from Hort. Abstr. 47: 3679; 1977).

Nelson, R. B., D. W. Davis, J. P. Palta, and D. R. Laing. 1983. Measurement of soil water-logging tolerance in *Phaseolus vulgaris* L.: A comparison of screening techniques. Scientia Hort. 20: 303-313.

Neumann, P. 1997. Salinity resistance and plant growth revisited. Plant, Cell and Environment 20: 1193-1198.

Newell, L. L., J. O. Garner, and J. L. Silva. 1994. Estimation of drought tolerance in sweetpotatoes. Phyton (Buenos Aires) 56: 119-125.

Ng, T. J. and E. C. Tigchelaar. 1973. Inheritance of low temperature seed sprouting in tomato. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 98: 314-316.

Norlyn, J. D. 1980. Breeding salt-tolerant crop plants. In: R. C. Valentine and A. Hollaender (Eds) "Genetic Engineering of Osmoregulation"; pp. 293-309. Plenum Pr., N. Y.

Nuez, F., J. Costa, and J. Cuartero. 1985. High and low temperature setting. Tomato Genet. Coop. Rep. 35: 14-15.

Nuez, F., J. Cuartero, C. Ferrando, M. S. Catala, and J. Costa. 1988. Genetic model for the inheritance of the parthenocarpy in the tomato line '75/59'. An. Aula Dei 19(1-2): 7-11.

Ojo, D. K., S. A. Ogunbayo, E. O. Idehen, A. F. Akinwale, and O. A. Oduwaye. 2007. Genetic evaluation of phosphorus utilization in tropical cowpea (*Vigna unguiculata* (L) WALP). J. Amer. Sci. 3(1): 77-83.

Opena, R. T. and S. H. Lo. 1979. Genetics of heat tolerance in heading chinese cabbage. HortScience 14: 33-34.

Ormrod, D. P., N. O. Adedipe, and D. J. Ballantyne. 1976. Air pollution injury to horticultural plants: a review. Hort. Abstr. 46: 241-248.

O'Sullivan, J., W. H. Gabelman, and G. C. Gerloff. 1974. Variations in efficiency of nitrogen utilization in tomatoes (*Lycopersicon esculentum* Mill.) grown under nitrogen stress. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 99: 543-547.

Padda, D. S. and H. M. Munger. 1969. Photoperiod, temperature and

genotypic interactions affecting time of flowering in beans, *Phaseolus vulgaris* L. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 94: 157-160.

Paleg, I. G. and D. Aspinall. (Eds). 1980. The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. Academic Pr., N. Y. 492 p.

Palta, J. W. 1992. Mechanisms for obtaining freezing stress resistance in herbaceous plants, pp. 219-250. In: H. T. Stalker and J. P. Murphy (eds.). Plant breeding in the 1990s. CAB International, Wallingford, UK.

Park, S. J. and B. R. Buttery. 1997. Complementation of nodulation genes of various mutants in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). J. Hered. 88(6): 543-545.

Park, B. J., Z. Liu, A. Kanno, and T. Kameya. 2005. Genetic improvement of chinese cabbage for salt and drought tolerance by constitutive expression of a *B. napus* LEA gene. Plant Science 169: 553-558.

Parsons, L. R. 1979. Breeding for drought resistance: what plant characteristics impart resistance?. HortScience 14: 590-593.

Patterson, B. D. 1988. Genes for cold resistance from wild tomatoes. HortScience 23: 794 & 947.

Patterson, B. D. and L. A. Payne. 1983. Screening for chilling resistance in tomato seedlings. HortScience 18: 340-341.

Patterson, B. D., R. Paull, and R. M. Smillie. 1978. Chilling resistance in *Lycopersicon hirsutum* Humb. & Bonpl., a wild tomato with a wild altitudinal distribution. Aust. J. Plant Phys. 5: 609-617. (Cited from Plant Breed. Abstr. 50: 2523; 1980).

Pecaut, P. and J. Philouze. 1978. A sha-pat line obtained by natural mutation. Tomato Genet. Coop. Rep. 28:12.

Peralta, I. E., S. Knapp, and D. M. Spooner. 2007. The taxonomy of tomatoes: a revision of wild tomatoes (*Solanum* section *Lycopersicon*) and their outgroup relatives (*Solanum* sections *Juglandifolia* and *Lycopersicoides*). Syst. Bot. Mongr. American Society of Plant Taxonomists, Ann Arbor, Michigan.

Pereira, P. A. A., B. D. Miranda, J. R. Attewell, K. A. Kmiecik, and F. A. Bliss. 1993. Selection for increased nodule number in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Plant and Soil 148(2): 203-209.

Pet, G. and F. Garretsen. 1983. Genetical and environmental factors influencing seed size of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill) and

effect of seed size on growth and development of tomato plants. Euphytica 32: 711-718.

Pharr, D. et al. 1995. The dual role of mannitol as osmoprotectant and photoassimilate in celery. HortScience 30(6): 1182-1188.

Phills, B. R., N. H. Peck, G. E. MacDonald, and R. W. Robinson. 1979. Differential response of *Lycopersicon* and *Solanum* species to salinity. J. Amer. Soc. Hort. Soi. 104: 349-352.

Philouze, J. 1981. Progress of works regarding the utilization in breeding of the ability to natural parthenocarpy of the tomato variety Severianin. (In French). In: J. Philouze (Ed.) "Genetics and Breeding of Tomato"; pp. 203-210. Institut National de la Recherche Agronomique, Versailles, France.

Philouze, J. and B. Maisonneuve. 1978. Heredity of the natural ability to set parthenocarpic fruit in the Soviet variety Severianin. Tomato Genet. Coop. Rep. 28: 12-13.

Philouze, J. and B. Maisonneuve. 1978a. Heredity of the natural ability to set parthenocarpic fruits in a German line. Tomato Genet. Coop. Rep. 28: 12.

Pierce, L. K. and T. C. Wehner. 1990. Review of genes and linkage groups in cucumber. HortScience 25: 605-615.

Pike, L. M. and C. E. Peterson. 1969. Inheritance of parthenocarpy in cucumber (*Cucumis sativus* L.). Euphytica 18: 101-105.

Poehlman, J. M. and D. A. Sleper. 1995. Breeding field crops. (4^{th} ed.). Iowa State University Press, Ames. 494 p.

Ponnamperuma, F. N. 1982. Breeding crop plants to tolerate soil stresses, pp. 75-97. In: I. K. Vasil, W. R. Scowcroft, and K. J. Frey (eds.). Plant improvement and somatic cell genetics. Academic Press, N. Y.

Ponti, O. M. de and F. Garretsen. 1976. Inheritance of parthenocarpy in pickling cucumbers (*Cucumis sativus* L.) and linkage with other characters. Euphytica 25: 633-642.

Pope, D. T. and H. M. Munger. 1953. Heredity and nutrition in relation to magnesium deficiency chlorosis in celery. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 61: 472-480.

Pope, D. T. and H. M. Munger. 1953. The inheritance of susceptibility to boron deficiency in celery. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 61: 481-486.

Postgate, J. 1975. The physiology and genetics of nitrogen fixation. In: L. Ledoux (Ed.) "Genetic Manipulations with Plant Material" pp. 123-134. Plenum Pr., N. Y.

Poysa, V. W., C. W. Tan, and J. A. Stone. 1987. Flooding stress and the root development of several tomato genotypes. HortScience 22: 24-26.

Prabhavathi, V., J. S. Yadav, P. A. Kumar, and M. V. Rajam. 2002. Abiotic stress tolerance in transgenic eggplant (*Solanum melongena* L.) by introduction of bacterial mannitol phosphodehydrogenase gene. Mol. Breeding 9: 137-147.

Quamme, H. A. and C. Stushnoff. 1983. Resistance to environmentall stress, pp. 242-266. In: J. N. Moore and J. Janick (eds.). Methods in fruit breeding. Purdue Research Foundation, West Lafayette, Indiana.

Quisenberry, J. E. 1979. Breeding for drought resistance and plant water use efficiency. In: H. Mussell and R. C. Staples (Eds) "Stress Physiology in Crop Plants"; pp. 193-212. John Wiley & Sons, N. Y.

Radwan, A. A., A. A. Hassan, and M. A. M. Ibrahim. 1986. Tomato cultivar evaluation for low temperature tolerance. Egypt. J. Hort. 13: 139-144.

Radwan, A. A., A. A. Hassan, and M. A. M. Ibrahim. 1986a. Tomato cultivar evaluation for high temperature tolerance. Egypt. J. Hort. 13: 145-151.

Rainey, K. M. and P. D. Griffiths. 2005. Diallel analysis of yield components of snap beans exposed to two temperature stress environments. Euphytica 142: 43-53.

Rains, D. W. 1979. Salt tolerance of plants: strategies of biological systems. In: A. Hollander, J. C. Aller, E. Epstein, A. San Pietro, and O. R. Zaborsky (Eds) "The Biosaline Concept: An Approach to the Utilization of Under Exploited Resources"; pp. 47-67. Plenum Pr., N. Y.

Rains, D. 1981. Salt tolerance – new developments. In: J. T. Manassah and E. J. Briskey (Eds) :Advances in Food-Producing Systems for Arid and Semiarid Lands"; pp. 431-456. Academic Pr., N. Y.

Ramage, R. T. 1980. Genetic Methods to breed for salt tolerance in plants. In: D. W. Rains, R. C. Valentine, and A. Hollaender (Eds) "Genotypic Engineering of Osmoregulation: Impact on Plant Productivity for Food, Chemicals, and Energy"; pp. 311-318. Plenum Pr., N. Y.

Ramirez-Vallejo, P. and J. D. Kelly. 1998. Traits related to drought resistance in common bean. Euphytica 99: 127-136.

Ranalli, P., M. di Candilo, and M. Bagatta. 1997. Drought tolerance screening for potato improvement. Plant Breeding 116(3): 290-292.

Randle, W. M. and S. Honma. 1980. Inheritance of low temperature emergence in *Capsicum baccatum* var. *pendulum*. Euphytica 29: 331-335.

Rangel, A. F., I. M. Rao, and W. J. Horst. 2007. Spatial aluminium sensitivity of root apices of two common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes with contrasting aluminium resistance. J. Exp. Bot. 58(14): 3895-3904.

Rao, S. A. and T. McNeilly. 1999. Genetic basis of variation for salt tolerance in maize (*Zea mays* L.). Euphytica 108: 145-150.

Rao, I. M., R. S. Zeigler, R. Vera, and S. Sarkarung. 1993. Selection and breeding for acid-soil tolerance in crops. BioScience 43(7): 454-465.

Rebigan, J. B., R. L. Villareal, and S.-H. Lai. 1977. Reaction of three tomato cultivars to heavy rainfall and excessive soil moisture. Phillippine J. Crop Sci. 2: 221-226.

Reddy, K. R. and V. G. Kakani. 2007. Screening *Capsicum* species of different origins for high temperature tolerance by in *vitro* pollen germination and pollen tube length. Sci. Hort. 112: 130-135.

Reid, R. 2010. Can we really increase yields by making crop plants tolerant to boron toxicity?. Plant Science 178: 9-11.

Reinert, R. A. and G. Eason. 2000. Genetic control of O_3 sensitivity in a cross between two cultivars of snap beans. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 125(2): 222-227.

Reinert, R. A., D. T. Tingey, and H. B. Carter. 1972. Sensitivity of tomato to ozone. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 97: 149-151.

Peinert, R. A., H. E. Heggestad, and W. W. Heck. 1979. Response and genetic modification of plants for tolerance to air pollutants. In: H. Mussell and R. C. Staples (Eds) "Stress Physiology in Crop Plants"; pp. 259-292. John Wiley & Sons, N. Y.

Remotti, P. C. 1998. Somaclonal variation and *in vitro* selection for crop improvement, pp. 169-201. In: S. M. Jain, D. S. Brar, and B. S. Ahloowalia (eds.). Somaclonal variation and induced mutations in crop

improvement. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands.

Rengel, Z. 1999. Physiological mechanisms underlying differential nutrient efficiency of crop genotypes, pp. 227-265. In: Z. Rengel (ed.). Mineral nutrition of crops: fundamental mechanisms and implications. Food Products Press, N. Y.

Rengel, Z. 2002. Breeding for better symbiosis. Plant and Soil 245: 147-162.

Reynolds, M. P. and E. E. Ewing. 1989. Heat tolerance in tuber bearing *Solanum* species: a protocol for screening. Amer. Potato. J. 66: 63-74.

Reynolds, M. P., S. Nagarajan, M. A. Razzaque, and O. A. A. Ageeb. 2001. Heat tolerance, pp. 124-135. In: M. P. Reynolds, J. I. Ortiz-Monasterio, and A. McNab (eds.). Application of physiology in wheat breeding. SIMMYT, Mexico, D. F.

Richardson, D. G. and G. J. Weisier. 1972. Foliage frost resistance in tuber-bearing solanums. HortScience 7: 19-22.

Rick, C. M. 1977. Conservation of tomato species germplasm. Calif. Agr. 31(9): 32-33.

Rick, C. M. 1980. Project No. 25: Mechanisms to facilitate production of hybrid tomato seed. Univ. Calif., Davis.

Robinson, R. W., H. M. Munger, T. W. Whitaker, and G. W. Bohn. 1976. Genes of the cucurbitaceae. HortScience 11: 554-568.

Rosiell, A. A. and J. Hamblin. 1981. Theoretical aspects of selection for yield in stress and non-stress environments. Crop Science 21: 943-946.

Rotino, G. L., E. Perri, M. Zottini, H. Sommer, and A. Spena. 1997. Genetic engineering of parthenocarpic plants. Nature Biotechnology 15: 1398-1401.

Rotino, G. L. et al. 2005. Open field trial of genetically modified parthenocarpic tomato: seedlessness and fruit quality. BMC Biotechnology 5: 32.

Rousos, P. A. and H. C. Harrison. 1987. Identification of differential responses of cabbage cultivars to copper toxicity in solution culture. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 112: 928-931.

Rudich, J., E. Zamski, and Y. Regev. 1977. Genotypic variation for

sensitivity to high temperature in the tomato pollination and fruit set. Bot. Gezette 138: 448-452.

Rush, D. W. 1986. Physiological and genotypic responses to salinity in two species of tomato. Dissertation Abstr. International. B. 46(12): 4088B.

Rush, D. W. and E. Epstein. 1976. Genotypic responses to salinity: differences between salt sensitive and salt tolerant genotypes of tomato. Plant Physiol. 57: 162-166.

Rush, D. W. and E. Epstein. 1981. Breeding and selection for salt tolerance by the incorporation of wild germplasm into a domestic tomato. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 106: 699-704.

Rush, D. W. and E. Epstein. 1981. Comparative studies on the sodium, potassium, and chloride relations of a wild halophyte and a domestic salt-sensitive tomato species. Plant Physiol. 68: 1308-1313.

Ryder, E. J. 1979. Leafy salad vegetables. Avi Pub. Co., Inc., Westport, Conn. 266 p.

Sabehat, A., S. Lurie, and D. Weiss. 1998. Expression of small heat-shock proteins at low temperatures. A possible role in protecting against chilling injuries. Plant Physiol. 117(2): 651-658.

Sacher, R. F. and R. C. Staples. 1983. Ion regulation and response of tomato to sodium chloride: a homeostatic system. J. Amer. Soc. Sci. 108: 566-569.

Sacher, R. F., R. C. Staples, and R. W. Robinson. 1982. Saline tolerance in hybrids of *Lycopersicon esculentum* x *Solanum pennellii* and selected breeding lines, pp. 325-336. In: A. San Pietro (ed.). Biosaline research: a look to the future. Plenum, N. Y.

Sacher, R. F. and R. C. Staples. 1985. Inositol and sugars in daptation of tomato to salt. Plant Physiology 77: 206-210.

Saeed, A. 2007. The potential of breeding tomato hybrids for salinity tolerance. PhD thesis, Fac. Agric., Univ. Agric., Faisalabad, Pakistan.

Saeed, A., K. Hayat, A. A. Khan, and S. Iqbal. 2007. Heat tolerance studies in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill). International Journal of Agriculture & Biology 9(4): 649-652.

Sagan, M. and G. Duc. 1996. Sym28 and sym29, two new genes involved in regulation of nodulation in pea (*Pisum sativum* L.). Symbiosis (Rehovot) 20(3): 229-245.

Sagan, M., T. Huguet, and G. Duc. 1994. Phenotypic characterization and classification of nodulation mutants of pea (*Pisum sativum* L.). Plant Science (Limerick) 100(1): 59-70.

Sairam, R. K. and A. Tyagi. 2004. Physiology and molecular biology of salinity stress in plants. Current Science 86(3): 407-421.

Sakamoto, A. and N. Murata. 2002. The role of glycine betaine in the protection of plants from stress: clues from transgenic plants. Plant, Cell & Environment 25(2): 163-171.

Samac, D. A. and M. Tesfaye. 2003. Plant improvement for tolerance to aluminum in acid soils – a review. Plant Cell, Tissue and Organ Culture 75: 189-207.

Santa-Cruz, A., M. Acosta, A. Rus, and M. C. Bolarin. 1999. Short-term salt tolerance mechanisms in differentially salt tolerant tomato species. Plant Physiol. Biochem. (Paris) 37(1): 65-71.

Saranga, Y., J. Rudich, and D. Zamir. 1987. Salt tolerance of cultivated tomato, its wild relatives, and interspecific segregating populations (Abstr.). Acta Hort. 200: 203.

Saranga, Y., D. Zamir, A. Marani, and J. Rudich. 1993. Breeding tomatoes for salt tolerance: variations in ion concentrations associated with response to salinity. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 118(3): 405-408.

Saulescu, N. N. and H. J. Braun. 2001. Cold tolerance, pp. 111-123. In: M. P. Reynolds, J. I. Ortiz-Monasteria, and A. McNab (eds.). Application of physiology in wheat breeding. CIMMYT, Mexico, D. F.

Schaff, D. A., C. D. Clayberg, and G. A. Milliken. 1987. Comparison of TTC and electrical conductivity heat tolerance screening techniques in *Phaseolus*. HortScience 22: 642-645.

Schaffer, B., F. S. Davies, and J. H. Crane. 2006. Responses of subtropical and tropical fruit trees to flooding in calcareous soil. HortScience 41(3): 549-556.

Schaible, L. W. 1962. Fruit setting responses of tomatoes to high night temperatures. In: Campbell Soup Company "Proceedings of Plant Science Symposium"; pp. 89-98. Camden, N. J.

Scott, J. W. and W. L. George, Jr. 1984. Influence of pollination treatments on fruit set and development in parthenocarpic tomato. HortScience 19: 874-876.

Scott, S. J. and R. A. Jones. 1982. Low temperature seed germination of *Lycopersicon* species evaluated by survival analysis. Euphytica 31: 869-883.

Seaman, J. 2011. Mechanisms of salt tolerance in halophytes: can crop plants resistance to salinity be improved?. APS 402 Dissertation. Candidate no. 000124771. The Internet.

Seki, M., T. Umezawa, K. Urano, and K. Shinozaki. 2007. Regulatory metabolic networks in drought stress responses. Current Opinion in Plant Biology 10(3): 296-302.

Shabala, S., T. A. Cuin, and J. K. Schjorring. 2008. Potassium transport and plant salt tolerance. Physiologia Plantarum 133(4): 651-663.

Shannon, M. C. 1979. In quest for rapid screening techniques. HortScience 14: 587-589.

Shannon, M. C. 1980. Differences in salt tolerance within 'Empire' lettuce. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 105: 944-947.

Shannon, M. C. 1985. Principles and strategies in breeding for bigher salt tolerance. Plant and Soil 89: 227-241.

Shannon, M. C. 1997. Adaptation of plants to salinity. Adv. Agron. 60: 75-120.

Shannon, M. C. 1997. Genetics of salt tolerance in higher plants, pp. 265-289. In: P. K. Jaiwal, R. P. Singh, and A. Gulati (eds.). Strategies for improving salt tolerance in higher plants. Science Pub., Inc., Enfield, New Hampshie, USA.

Shannon, M. C. and J. D. McCreight. 1984. Salt tolerance of lettuce introductions. HortScience 19: 673-675.

Shannon, M. C., G. W. Bohn, and J. D. McCreight. 1984. Salt tolerance among muskmelon genotypes during seed emergence and seedling growth. HortScience 19: 828-830.

Shannon, M. C., J. W. Gronwald, and M. Tal. 1987. Effects of salinity on growth and inorganic inos in cultivated and wild tomato species. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 112: 416-423.

Shaterian, J., D. R. Waterer, H. de Jong, and K. K. Tanino. 2008. Methodologies and traits for evaluating the salt tolerance in diploid potato clones. Am. J. Potato Res. 85: 93-100.

Shea, P. F., W. H. Gabelman, and G. C. Gerloff. 1967. The inheritance of efficiency in potassium utilization in snap beans (*Phaseolus vulgaris* L.). Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 91: 286-293.

Shelby, R. A. 1975. The nature and mechanism of tomato heat tolerance. Auburn Univ., Alabama. Diss. Abstr. Intl. B, 1975, (6): 2598 B.

Shelby, R. A., W. H. Greenleaf, and C. M. Peterson. 1978. Comparative floral fertility in heat tolerant and heat sensitive tomatoes. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 103: 778-780.

Sheoran, I. S., A. R. S. Ross, D. J. H. Olson and V. K. Sawhney. 2007. Proteomic analysis of tomato (*Solanum lycopersicum*, formerly *lycopersicon esculentum*) pollen. J. Exp. Bot. 58(13): 3525-3535.

Shifriss, C., M. Pilowsky, and B. Aloni. 1994. Variation in flower abscission of peppers under stress shading conditions. Euphytica 78(1/2): 133-136.

Shinozaki, K. and K. Yamaguchi-Shinozaki (eds.). 1999. Molecular responses to cold, drought, heat and salt stress in higher plants. R. G. Landes Co., Austin, Texas. 172 p.

Sinel'nikova, V. N., E. Ya Glushchenko, and I. A. Kosereva. 1983. Vavilova No. 132: 24-27.

Singh, B. D. 1993. Plant breeding: principles and methods. Kolyani Publishers, Ludhiana, India. 896 p.

Singh, K. N. and R. Catrath. 2001. Salinity tolerance, pp. 10-110. In: M. P. Reynolds, J. I. Ortiz-Monasterio, and A. McNab (eds.). Application of physiology in wheat breeding, CIMMYT, Mexico, D. F.

Singh, D. and A. K. Choudhary. 2010. Inheritance pattern of aluminum tolerance in pea. Plant Breeding 129: 688-692.

Slater, A., N. W. Scott, and M. R. Flower. 2003. Plant biotechnology: the genetic manipulation of plants. Oxford University Press, Oxford, UK. 346 p.

Smallwood, M. et al. 1999. Isolation and characterization of a novel antifreeze protein from carrot (*Daucus carota*). Biochemical Journal (London) 340(2): 385-391.

Smeets, L. and N. G. Hogenboom. 1985. Introduction to an investigation into the possibilities of using physiological characters in breeding tomato for low energy conditions. Euphytica 34: 705-707.

Smith, P. G. and A. H. Millett. 1968. Observations on low temperature fruit and seed set in tomatoes. Veg. Improv. Newsletter 10: 12.

Sneep, J. and A. J. T. Hendriksen (Eds) and O. Holbek (Coed.). 1979. Plant breeding perspectives. Centre for Agr. Pub. and Documentation, Wageningen. 435 p.

Soliman, M. S. and M. Doss. 1992. Salinity and mineral nutrition effects on growth and accumulation of organic and inorganic ions in two cultivated tomato varieties. J. Plant Nutr. 15(12): 2789-2799.

Somers, G. F. 1979. Production of food plants in areas supplied with highly saline water: problems and prospects. In: H. Mussell and R. C. Staples (Eds) "Stress Physiology in Crop Plants"; pp. 107-125. John Wiley & Sons, N. Y.

Staples, R. C. and G. H. Toenniessen (Eds). 1984. Salinity tolerance in plants for crop improvement. Wiley – Interscience, N. Y. 443 p.

Stark, J. C., J. J. Pavek, and I. R. McCann. 1991. Using Canopy temperature measurements to evaluate drought tolerance of potato genotypes. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 116: 412-415.

Stavarek, S. J. and D. W. Rains. 1984. The development of tolerance to mineral stress. HortScience 19: 377-382.

Stefanov, D., V. Petkova, and L. D. Denev. 2011. Screening for heat tolerance in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) lines and cultivars using JIP-test. Sci. Hort. 128(1): 1-6.

Stevens, M. A. 1980. Utilization of natural varieties to develop resistance to biotic and environmental stress in processing tomato cultivars. Acta Hort. 100: 405-410.

Stevens, M. A. 1981. Resistance to heat stress in crop plants. In: J. T. Manassah and E. J. Briskey (Eds) "Advances in Food-Producing Systems for Arid and Semiarid Lands"; pp. 457-487. Academic Pr., N. Y.

Stoner, A. K. and B. E. Otto. 1975. A Greenhouse method to evaluate high temperature setting ability in the tomato. HortScience 10: 264-265.

Stushnoff, C. and H. A. Quamme. 1983. Adaptation to specific climatic and soil environments, pp. 267-273. In: J. N. Moore and J. Janick (eds.). Methods in fruit breeding. Purdue Research Foundation, West Lafayette, Indiana.

Sun, Z., R. L. Lower, and J. E. Staub. 2004. Generation means analysis of

parthenocarpic characters in a processing cucumber (*Cucumis sativus*) population, pp. 365-371. In: A. Lebeda and H. S. Paris (Eds.). Progress in cucurbit genetics and breeding research. Proceedings of Cucurbitaceae 2004. Placky University in Olomouc, Olomouc, Czech Republic.

Sung, D. Y., F. Kaplan, K. J. Lee, and C. L. Guy. 2003. Acquired tolerance to temperature extremes. Trends in Plant Science 8(4): 179-187.

Taha, E. M. E. 1971. Evaluation of some varieties to salt tolerance. M. S. thesis, Faculty of Agric., Ain Shams Univ. 197 p.

Takele, A. and C. R. McDavid. 1994. Effects of short-term waterlogging on cultivars of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.). Tropical Agriculture 71(4): 275-280.

Tal, M. 1984. Physiological genetics of salt resistance in higher plants: studies on the level of the the whole plant and isolated organs, tissues and cells. In: R. C. Staples and G. H. Toenniessen (Eds) "Salinity Tolerance in Plants: Strategies for Crop Improvement"; pp. 301-320. Wiley – Interscience, N. Y.

Tal, M. 1985. Genetics of salt tolerance in higher plants: theoretical and practical considerations. Plant and Soil 89: 199-226.

Tal, M. 1990. Somaclonal variation for salt risistance, pp. 236-257. In: Y. P. S. Bajaj (ed.). Biotechnology in agriculture and forestry. Vol. 11. Somaclonal variation in crop improvement I. Springer-Verlag, Berlin.

Tal, M. 1997. Wild germplasm for salt tolerance in plants, pp. 291-320. In: P. K. Jaiwal, R. P. Singh, and A. Gulati (eds.). Strategies for improving salt tolerance in higher plants. Science Pub., Inc., Enfield, New Hampshire, USA.

Tal, M. and M. C. Shannon. 1983. Salt tolerance in wild relatives of cultivated tomato: responses of *Lycopersicon* F_1 hybrids to high salinity. Austr. J. Plant Phys. 10: 109-117.

Tarkanov, G. I., S. A. Dovedar, L. G. Avakimova, E. N. Andreeva and E. A. Sysina. 1978. Methods of increasing fruit set in tomato under high temperature conditions. (In Russian). Lenningrad, USSR, p. 123-129. Referativnyi Zhurnal (1979) 6. 55. 330.

Taylor, A. G., J. E. Motes, and M. B. Kirkham. 1982. Germination and seedling characteristics of three tomato species affected by water deficits. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 107: 282-285.

Tehrani, G., H. M. Munger, R. W. Robinson, and S. Shannon. 1971. Inheritance and physiology of response to low boron in red beet (*Beta vulgaris* L.). J. Amer. Soc. Hort. Sci. 96: 226-230.

Thakur, P. S. 1991. Effect of water stress on proline and relative water content in tomato cultivars. Indian J. Hort. 48(1): 36-41.

The Rockefeller Foundation. 1966. Progress Report: Toward the conquest of hunger. 1965-1966. N. Y. 231 p.

Thomashow, M. F. 1999. Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 50: 571-599.

Thompson, A. E., D. T. Ray, M. Livingston, and D. A. Dierig. 1988. Variability of rubber and plant growth characteristics among single-plant selections from a diverse guayle breeding population. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 113: 608-611.

Torrecillas, A., C. Guillaume, J. J. Alarcón, and M. C. Ruiz-Sánchez. 1995. Water relations of two tomato species under water stress and recovery. Plant Science (Limerick) 105(2): 169-176.

Tripp, K. E. and H. C. Wien. 1989. Screening with ethephon for abscission resistance of flower buds in bell pepper. HortScience 24: 655-657.

Tseng, M. J., C. W. Liu, and J. C. Yiu. 2007. Tolerance to sulfur dioxide in transgenic chinese cabbage transformed with both the superoxide dismutase containing manganese and catalase genes of *Escherichia coli*. Sci. Hort. 115(2): 101-110.

Tseng, M. J., C. W. Liu, and J. C. Yiu. 2007a. Enhanced tolerance to sulfur dioxide and salt stress of transgenic chinese cabbage plants expressing both superoxide dismutase and catalase in chloroplasts. Plant Physiology and Biochemistry 45: 822-833.

Tuberosa, R. and S. Salvi. 2006. Genomics-based approaches to improve drought tolerance of crops. Trends in Plant Science 11(8): 405-412.

Turner, N. C. and P. J. Kramer (Eds). 1980. Adaptation of plants to water and high temperature stress. John Wiley & Sons, N. Y. 482 p.

Ulhag, I., A. A. Khan, F. M. Azhar, and E. Ullah. 2010. Genetic basis of variation for salinity tolerance in okra (*Abelmoschus esculentus* L.). Pak. J. Bot. 42(3): 1567-1581.

University of Arizona, Tucson. 1980. Report on research at University of Arizona 1979-1980. 39 p.

Van de Dijk, S. J. and J. A. Maris. 1985. Differences between tomato genotypes in net photosynthesis and dark respiration under low light intensity and low uight temperatures. Euphytica 34: 709-716.

Vannini, C. et al. 2007. Evaluation of transgenic tomato plants ectopically expressing the rice Osmyb4 gene. Plant Science 173: 231-239.

Van Toai, T. T. et al. 2010. Flooding tolerance of soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] germplasm from southeast Asia under field and screem-house conditions. The Open Agriculture Journal 2010(4): 38-46.

Vardy, E., D. Lapushner, A. Genizi, and J. Hewitt. 1989. Genetics of parthenocarpy in tomato under a low temperature regime: I. Line RP 75/59. Euphytica 41: 1-8.

Vardy, E., D. Lapushner, A. Genizi, and J. Hewitt. 1989a. Genetics of parthenocarpy in tomato under a low temperature regime II. Cultivar 'Severianin'. Euphytica 41: 9-15.

Vecchi, P. T. D. and C. E. Peterson. 1984. Inheritance of flowering response in cucumber. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 109: 761-763.

Vierheilig, H. and Y. P. Piché. 1996. Grafts between peas forming the arbuscular mycorrhizal symbiosis (Myc^+) and peas mutants resistant to AM fungi (Myc^-) show the same colonization characteristics as ungrafted plants. J. Plant Phys. 147(61): 762-764.

Villareal, R. L. and S. H. Lai. 1979. Development of heat-tolerant tomato varieties in the tropics. In: Asian Vegetable Research and Development Center "Proceedings of the 1st International Symposium on Tropical Tomato, Oct. 23-27, 1978"; pp. 188-200. Shanhua, Taiwan.

Villareal, R. L., S. H. Lai, and S. H. Wong. 1978. Screening for heat tolerance in the genus *Lycopersicon*. HortScience 13: 479-481.

Vose, P. B. 1967. The concept, application and investigation of nutritional variation within species. In: International Atomic Energy Agency "Isotopes in Plant Nutrition and Physiology, Proceedings"; pp. 539-548. Vienna.

Wahid, A., S. Gelani, M. Ashraf, and M. R. Foolad. 2007. Heat tolerance in plants: an overview. Env. Exp. Bot. 61: 199-223.

Walker, M. A., D. M. Smith, K. P. Paulus, and B. D. McKersie. 1990. A chlorophyll fluorescence screening test to evaluate chilling tolerance in tomato. HortScience 25: 334-339.

Wall, J. R. and C. F. Andrus. 1962. The inheritance and physiology of response in the tomato. Amer. J. Bot. 49: 758-762.

Wallis, J. G., W. H. Yu, and D. J. Guerra. 1997. Expression of a synthetic antifreeze protein in potato reduces electrolyte release at freezing temperatures. Plant Molecular Biology 35(3): 323-330.

Wang, W., B. Vinocur, and A. Altman. 2003. Plant response to drought, salinity and extreme temperatures towards genetic engineering for stress tolerance. Planta 218: 1-14.

Wang, C. et al. 2010. Mapping QTL associated with photoperiod sensitivity and assessing the importance of QTL x environment interaction for floweing time in maize. PloS ONE 5(11): e14068. doi:10.1371/journal.pone.0014068.

Wang, X., J. Li, X. Zou, L. Lu, L. Li, S. Ni, and F. Liu. 2011. Ectopic expression of AtCIPK23 enhances tolerance against low-K^+ stress in transgenic potato. Amer. J. Potato Res. 88: 153-159.

Wannamaker, M. J. and L. M. Pike. 1987. Onion responses to various salinity levels. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 112: 49-52.

Weast, R. O. (Ed.). 1976. (56th ed.). Handbook of chemistry and physics. CRC Press, Cleveland, Ohio. p. D-249.

Weaver, M. L. and H. Timm. 1989. Screening tomato for high temperature tolerance through pollen viability tests. HortScience 24: 493-495.

Wehner, T. C. 1984. Estimates of heritabilities and components for low – temperature germination ability in cucumber. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 109: 664-667.

White, J. W., J. Kornegay, and C. Cajiao. 1996. Inheritance of temperature sensitivity of photoperiod response in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Euphytica 91: 5-8.

Whittington, W. J. and P. Fierlanger. 1972. The genetic control of time to germination in tomato. Ann. Bot. 36: 873-880.

Wien, H. C. 1990. Screening pepper cultivars for resistance to flower abscission: a comparison of techniques. HortScience 25: 1634-1636.

Williamson, J. D. et al. 2002. Sugar alcohols, salt stress, and fungal resistance: polyols – multifunctional plant protection. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 127(4): 467-473.

Wimicov, I. 1998. New molecular approaches to improving salt tolerance in crop plants. Annals of Botany 82: 703-710.

Wolf, S., D. Yakir, M. A. Stevens, and J. Rudich. 1986. Cold temperature tolerance of wild species. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 11: 960-964.

Wortmann, C. S., L. Lunze, V. A. Ochwoh, and J. Lynch. 1995. Bean improvement for low fertility soils in Africa. African Crop Science Journal 3(4): 469-477.

Wright, M. J. (Ed.). 1976. Plant adaptation to mineral stress in problem soils. Cornell Univ. Agr. Exp. Sta., Itheca. 420 p.

Yamaguchi, T. and E. Blumwald. 2005. Developing salt-tolerant crop plants: challenges and opportunities. Trends in Plant Science 10(12): 615-620.

Yan, X. L., J. P. Lynch, and S. E. Beebe. 1995a. Genetic variation for phosphorus efficiency of common bean in contrasting soil types: I. Vegetative response. Crop Science 35(4): 1086-1093.

Yan, X. L., S. E. Beebe, and J. P. Lynch. 1995b. Genetic variation for phosphorus efficiency of common bean in contrasting soil types: II. Yield response. Crop Science 35(4): 1094-1099.

Yeo, A. R. and T. J. Flowers. 1989. Selection for physiological characters – examples from breeding for salt tolerance. In: H. G. Jones, T. J. Flowers, and M. B. Jones (Eds) "Plants Under Stress"; pp. 217-234. Cambridge Univ. Pr., Cambridge.

Yeoah, M. A. et al. 2008. Mapping trait loci for waterlogging tolerance in cucumber using SRAP and ISSR markers. Biotechnology 7(2): 157-167.

Yi, S. Y., J. H. Kim, Y. H. Joung, S. Lee, W. T. Kim, S. H. Yu, and D. Choi. 2004. The pepper transcription factor CaPF1 confers pathogen and freezing tolerance in Arabidopsis. Plant Physiology 136: 2862-2874.

Yoshiba, Y. et al. 1997. Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants under water stress. Plant and Cell Physiology 38(10): 1095-1102.

Yu, L. X. et al. 1998. Chitinase: differential induction of gene expression and enzyme activity by drought stress in the wild (*Lycopersicon chilense* Dun.) and cultivated (*L. esculentum* Mill.) tomatoes. J. Plant Physiol. 153(5/6): 745-753.

Zaiter, H. Z., D. P. Coyne, and R. B. Clark. 1987. Temperature, grafting

method, and rootstock influence on iron-deficiency chlorosis of bean. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 112: 1023-1026.

Zaiter, H. Z., D. P. Coyne, and R. B. Clark. 1987a. Genetic variation and inheritance of resistance of leaf iron-deficiency chlorsis in beans. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 112: 1019-1022.

Zamir, D. and M. Tal. 1987. Genetic analysis of sodium, potassium and chloride ion content in *Lycopersicon*. Euphytica 36: 187-191.

Zamir, D., S. D. Tanksley, and R. A. Jones. 1981. Low temperatnre effect on selective fertilization by pollen mixtures of wild and cultivated tomato species. Theor. Appl. Genet. 59: 235-238.

Zamir, D., S. D. Tanksley, and R. A. Jones. 1982. Haploid selection for low temperature tolerance of tomato pollen. Genetics 101: 129-137.

Zhang, Y. and D. S. Shih. 2007. Isolation of an osmotin-like protein gene from strawberry and analysis of the response of this gene to abiotic stress. J. Plant Physiol. 164: 68-77.

Zhang, J. et al. 2000. Genetic engineering for abiotic stress resistance in crop plants. In Vitro Cell Biol. - Plant 36: 108-114.

Zhang, H., G. Gong, S. Guo, Y. Ren, and Y. Xu. 2011. Screening the USDA watermelon germplasm collection for drought tolerance at the seedling stage. HortScience 46: 1245-1248.

Zheng, S. J. 2010. Crop production on acidic soils: overcoming aluminium toxicity and phosphorus deficiency. Ann. Bot. 106: 183-184.

Zhu, J. K. 2000. Genetic analysis of plant salt tolerance using Arabidopsis. Plant Phys. 124: 941-948.

Zhu, J. K. 2001. Plant salt tolerance. TREENDS in Plant Science 6(2): 66-71.

Zhu, J. K., J. Liu, and L. Xiong. 1998. Genetic analysis of salt tolerance in Arabidopsis: evidence for a critical role of potassium nutrition. The Plant Cell 10: 1181-1191

Zhu, J., C. H. Dong, and J. K. Zhu. 2007. Interplay between cold-responsive gene regulation, metabolism and RNA processing during plant cold acclimation. Current Opinion in Plant Biology 10(3): 209-295.

Zobel, R. W. 1986. Rhizogenetics (root genetics) of vegetable crops. HortScience 21: 956-959.